Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie
und -Embryologie des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin

DER SAMENEPITHELZYKLUS DES KATERS (Felis catus)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Grades
eines Doktors der Veterinärmedizin
an der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
CORNELIA PIER
Tierärztin aus Krefeld

Berlin 1985
Journal-Nr. 1242

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549619_0007

Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie
und -Embryologie des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin

DER SAMENEPITHELZYKLUS DES KATERS
(Felis catus)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Grades
eines Doktors der Veterinärmedizin
an der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

CORNELIA PIER
Tierärztin aus Krefeld

Berlin 1985

Journal-Nr. 1242

Gedruckt mit Genehmigung
des Fachbereiches Veterinärmedizin
der Freien Universität Berlin

Fachbereichssprecher:	Prof. Dr. F. Hörchner
Erster Gutachter:	Prof. Dr. G. Böhme
Zweiter Gutachter:	Prof. Dr. D. Rohloff

Tag der Promotion: 24. Juni 1985

Inhaltsverzeichnis

1. EINLEITUNG Seite 1

2. DEFINITIONEN 2

3. LITERATURÜBERSICHT 4

3.1. Die Spermatogenese 4
3.2. Die Spermiogenese 6
3.3. Der Samenepithelzyklus 7
3.3.1. Die Einteilung des Samenepithelzyklus in Stadien aufgrund der Spermatidentransformation 9
3.3.2. Die Einteilung des Samenepithelzyklus in Stadien aufgrund der Kernmorphologie der Keimzellen und deren Topographie im Tubulusepithel 12
3.3.3. Der Samenepithelzyklus des Menschen 14
3.4. Die Spermatogenesewelle 16
3.5. Die Steuerung der Spermatogenenese 18
3.6. Die Spermatogenesedauer 19
3.6.1. Die absolute Dauer des Samenepithelzyklus 19
3.6.2. Die Dauer der Stadien im Samenepithelzyklus 20
3.6.3. Die Dauer der Spermatogenese 20

4. MATERIAL UND METHODEN 22

4.1. Material 22
4.2. Histologische Methoden 22
4.3. Histometrische Methoden 22
4.3.1. Die Stadienfrequenz 22
4.3.2. Der Tubulusdurchmesser 23
4.4. Statistische Methoden 24

5. EIGENE UNTERSUCHUNGEN 25

5.1. Der Samenepithelzyklus des Katers 25

5.1.1. Kriterien der Einteilung des Samenepithelzyklus in Stadien 25

5.1.2. Die Zellen im Samenepithel 26

5.1.3. Beschreibung der Zyklusstadien 32

5.2. Die relative Frequenz der Stadien im Samenepithelzyklus 50

5.3. Der Durchmesser der Tubuli seminiferi 57

6. DISKUSSION 59

7. ZUSAMMENFASSUNG 71

8. SUMMARY 72

9. LITERATURVERZEICHNIS 73

1. EINLEITUNG

Die Untersuchungen am Samenepithel verschiedener Säugetiere haben in der Vergangenheit wichtige Aufschlüsse über die Spermatogenese erbracht. Es wurde ein Samenepithelzyklus bei Tieren und beim Menschen festgestellt und, nach unterschiedlichen Kriterien, in Stadien eingeteilt. Eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse besteht jedoch nicht.

In der vorliegenden Arbeit soll zunächst der Samenepithelzyklus des Katers untersucht werden, der in der Literatur bisher nicht hinreichend berücksichtigt worden ist. Die Ergebnisse werden an den beiden bisher existierenden Einteilungsschemata zu messen sein. Darüberhinaus ist es Ziel der Untersuchungen, allgemeine Definitionen für die Zyklusstadien zu finden, die einen Vergleich verschiedener Spezies ermöglichen.

2. DEFINITIONEN

Spermatogenese: Als Spermatogenese* wird der Prozeß bezeichnet, bei dem aus der Ursamenzelle, der Spermatogonie, durch Vermehrung, Wachstum und Reifeteilung die männliche Keimzelle, das Spermium, entsteht.

Spermiogenese: Die Spermiogenese wird auch als Spermato- oder Spermiohistogenese bezeichnet. Sie umfaßt die Umwandlungsvorgänge der Spermatiden in Spermien und ist also ein Teil der Spermatogenese.

Samenepithelzyklus: Eine Serie von verschiedenen typischen Zellgemeinschaften an einem gegebenen Ort des Hodenkanälchens zwischen dem Erscheinen von zwei gleichen Zellassoziationen wird als Samenepithelzyklus bezeichnet. Diese Zellgemeinschaften sind Ordnungen innerhalb des Tubulusepithels. Sie charakterisieren die Querschnitte der Hodenkanälchen und lassen die Keimzellen verschiedener Generationen erkennen.

---

* In der älteren Literatur wird die Spermatogenese in drei Abschnitte unterteilt: Spermatogoniogenese, Spermatozytogenese und Spermatohistogenese. Die Spermatogoniogenese beschreibt die Erneuerungs-, Differenzierungs- und Teilungsprozesse der Spermatogonien. Die Spermatozytogenese umfaßt alle Entwicklungsvorgänge der Spermatozyten. Diese beiden Begriffe werden in der vorliegenden Arbeit nicht verwendet. Die Spermatohistogenese wird als Spermiogenese (s.o.) bezeichnet.

Stadium: Der Samenepithelzyklus wird in einzelne Stadien eingeteilt. Ein Stadium definiert sich durch die morphologischen Veränderungen im akrosomalen System der Spermatiden während ihrer Transformation in Spermien, und durch die zu jedem Transformationsschritt dazugehörige Zellassoziation.

Segment: Das Segment im Longitudinalschnitt des Hodenkanälchens ist das Analogon zum Stadium im Querschnitt. Man findet entlang der Tubuluslängsachse dieselben charakteristischen Zellgemeinschaften, die im Querschnitt das Stadium bestimmen. Die Segmente folgen einander im typischen Ablauf des Samenepithelzyklus.

Spermatogenesewelle: Eine Serie von Veränderungen des Samenepithels entlang der Tubuluslängsachse zwischen dem Erscheinen von zwei gleichen Segmenten wird als Spermatogenesewelle bezeichnet. Sie beschreibt im Gegensatz zum Samenepithelzyklus, der sich an einem definierten Ort des Hodenkanälchens abspielt, einen dynamischen Prozeß im Raum.

Spermiation: Als Spermiation wird der Vorgang bezeichnet, bei dem sich die reifen Spermatiden vom Rand des Tubuluslumens lösen, um dann als Spermien frei im Lumen des Samenkanälchens zu liegen.

3. LITERATURÜBERSICHT

3.1. Die Spermatogenese

Die Spermatogenese vollzieht sich in den Tubuli seminiferi contorti des Hodens. Ausgehend von der Tunica albuginea strahlen Bindegewebssepten zum Mediastinum testis und gliedern auf diese Weise das Organ in pyramidenförmige Läppchen, die Lobuli testis. Ein Lobulus enthält etwa 2-3 bis zu 70 cm lange Tubuli seminiferi contorti, sehr stark gewundene, verästelte, teilweise anastomosierende Schläuche, deren Durchmesser beim Kater etwa 150-200 µm betragen sollen (ELLENBERGER 1911).
Ein Tubulus contortus schließt sich an einen kurzen Tubulus rectus an, der mit dem Rete testis in Verbindung steht. Er schlängelt sich in die Peripherie bis unter die Tunica albuginea und kehrt dann ebenso gewunden zum Mediastinum testis zurück, wo wieder ein kurzer Tubulus rectus die Verbindung zum Rete testis herstellt. Die in den Tubuli seminiferi gebildeten Spermien werden durch das Rete testis und die Ductuli efferentes in den Nebenhodenkanal transportiert.

Als Spermatogenese wird der Entwicklungsprozeß bezeichnet, bei dem aus einer Spermatogonie durch Vermehrung, Wachstum und Reifeteilung die männliche Keimzelle, das Spermium, entsteht. Einen großen Teil der Gesamtentwicklungszeit nimmt die Umformung der genetisch fertigen Zellen zu den typischen, mit einem eigenen Bewegungsapparat ausgestatteten Spermien in Anspruch. Dieser als Spermiogenese bezeichnete Vorgang ist zwar ein Teil der Spermatogenese, wird aber wegen seiner fundamentalen Bedeutung für die Charakterisierung der Zyklusstadien unter 3.2. gesondert abgehandelt.

Aus den sich in der männlichen Gonade entwickelnden Gonozyten entstehen die Stammspermatogonien. Diese Zellen bilden den Ausgangspunkt für die Spermatogenese. Eine Stammspermatogonie bewahrt durch Teilung ein Reservoir solcher Zellen, liefert je-

doch auch differenzierte Spermatogonien, die in die Spermatogenese eintreten. Der Regenerationsmodus der Stammspermatogonien ist bei den verschiedenen Tierarten unterschiedlich. Für die einzelnen Spezies bestehen eine Anzahl von Modellen (Ratte: CLERMONT und LEBLOND 1953; Bulle, Schafbock: ORTAVANT 1959; Bulle: KRAMER 1960).

Eingeleitet wird die Spermatogenese durch die mitotische Teilung der differenzierten Spermatogonie. Im Verlauf weiterer Mitosen entstehen mehrere Spermatogoniengenerationen: A-, Intermediär- und B-Spermatogonien. Aus einer B-Spermatogonie entstehen schließlich zwei präleptotäne Spermatozyten I. Die Spermatozyten I unterliegen einer Reduktionsteilung. Innerhalb einer lang anhaltenden Prophase zeigen die Chromosomen mit der Verteilung und dem Austausch genetischen Materials einhergehende charakteristische Erscheinungsbilder, die eine Definition einzelner Phasen ermöglichen.
Im Leptotän sind die Chromosomen feine Fäden und gleichmäßig im Kern verteilt. Im Zygotän lagern sich die homologen Chromosomenpartner längs aneinander. Anschließend verkürzen sich die Chromosomen, womit sie dicker werden (Pachytän). Das Pachytänstadium ist innerhalb der Prophase das längste Stadium. Im Diplotänstadium lösen sich die Chromosomen unter Austausch von Chromatidenstückchen wieder voneinander. Mit der als Diakinese bezeichneten Trennung der homologen Chromosomen tritt der Kern in die Metaphase. Die Chromosomen ordnen sich in der Äquatorialebene. Das Ergebnis der durch die Anaphase und Telophase ergänzten 1.Reifeteilung sind zwei haploide Spermatozyten II. Sie sind kurzlebige Zellen, die nach einer kurzen Prophase in die 2.Reifeteilung oder Äquationsteilung eintreten, bei der die bereits vor der 1.Reifeteilung gebildeten Chromatiden auf die Tochterzellen, Spermatiden, verteilt werden. Aus einem Spermatozyten I entstehen also vier Spermatiden.
Die Spermatiden durchlaufen einen Umwandlungsprozeß, die Spermiogenese, und werden so zum Spermium, dem Endprodukt der Spermatogenese.

3.2. Die Spermiogenese

Die Spermatiden erfahren innerhalb der Spermatogenese eine Transformation, die sich in mehreren Schritten vollzieht. Die Aufklärung dieser Schritte wurde durch die Anwendung der PAS-Färbung möglich, die die Entwicklung des akrosomalen Systems optisch gut darstellt (WISLOCKI 1950, CLERMONT 1951). Die Untersuchungen wurden zunächst bei der Ratte ausgeführt (LEBLOND und CLERMONT 1952a), später auf andere Tierarten (LEBLOND und CLERMONT 1952b, CLERMONT und LEBLOND 1955) und den Menschen (CLERMONT 1963) ausgedehnt.

Die Spermiogenese wird in vier Phasen unterteilt: die Golgiphase, die Kappenphase, die Akrosomenphase und die Reifungsphase. Sie soll am Beispiel der Ratte erläutert werden, wo sie sich in 19 Schritten vollzieht.
In der Golgiphase (1-3) wird dicht neben dem noch rundlichen Kern die Golgizone sichtbar. Hier liegen 1-4 kleine Granula, die sich PAS-positiv anfärben. Im Zytoplasma erkennt man noch zwei Zentriolen, aus einem von ihnen entsteht das Flagellum. Die kleinen proakrosomalen Granula fließen dann zu einem akrosomalen Granulum zusammen (3).
Die Kappenphase (4-7) wird durch die Vergrößerung des akrosomalen Granulums gekennzeichnet. Allmählich breitet es sich über den vorderen Abschnitt des Zellkerns aus, wobei aus den Akrosomenmembranen die sogenannte Kopfkappe entsteht.
Zu Beginn der Akrosomenphase (8-14) wenden sich das akrosomale Granulum und die Kopfkappe der Basalmembran des Tubulus zu. Das akrosomale Granulum beginnt sich zu verlängern. Es wird zusammen mit der Kopfkappe als "Akrosom" bezeichnet. Der Spermatidenkern nimmt eine längsovale Form an und wird außerdem abgeflacht. Er liegt nun exzentrisch im Zytoplasma. Zunächst verlängert und verschmälert sich der Kern weiterhin und wird bis zu zwei Drittel von der Kopfkappe bedeckt. Die Form des Akrosoms ist typisch zylindrisch bis pyramidenförmig. Gegen

Ende der Akrosomenphase verkürzt sich der Kern wieder; das Akrosom reicht bis zum hinteren Abschnitt des Kerns. Um das Flagellum hat sich im Bereich des Mittelstücks eine Hülle aus Mitochondrien gebildet: das Zytoplasma umfließt das Mittelstück in Form eines Tropfens. Insgesamt hat die Zelle ihr endgültiges Aussehen nahezu erreicht.
In der Reifungsphase (15-19) vollenden die Spermatiden ihre Transformation in Spermien. Das Akrosom flacht sich an der Spitze der Kopfkappe etwas ab, die PAS-Anfärbbarkeit ist deutlich weniger geworden. Der nicht verbrauchte Anteil des Zytoplasmas wird von der Zelle abgetrennt.

Die Kenntnis der oben beschriebenen Veränderungen des akrosomalen Systems in der Spermiogenese der Ratte hatte eine entscheidende Bedeutung für die Stadieneinteilung des Samenepithelzyklus.

3.3. Der Samenepithelzyklus

Das mikroskopische Bild eines quergeschnittenen Tubulus seminiferus zeigt ein mehrschichtiges Epithel. Auf der Basalmembran, die einen solchen Tubulus begrenzt, liegen zwischen Sertolizellen Spermatogonien. Darüber folgen zwei Schichten von Spermatozyten in verschiedenen Generationen. Als letzte Schicht erscheinen am Lumen des Samenkanälchens die Spermatiden in ihren unterschiedlichen Transformationsschritten. Vergleicht man die Bilder mehrerer Tubulusquerschnitte, so erkennt man, daß sich die Zellassoziationen in den benachbarten Tubuli voneinander unterscheiden, und daß es charakteristische Zellgemeinschaften gibt.
Schon ältere Untersucher erkannten die Differenzierungen im Tubulusepithel. BIONDA (1885) beschrieb bei der Ratte und beim Bullen die Entwicklung der Zellen in den Samenkanälchen und beobachtete die Anordnung der verschiedenen Zellgenerationen in Säulen. BENDA (1887) untersuchte Hodengewebe von Nagetieren, vom Bullen, Schwein, Hund und Kater und fand in den Samenkanäl-

chen insgesamt fünf unterschiedliche Zellgemeinschaften, die er als Stadien bezeichnete und mit dem Verlauf der Spermatogenese in Zusammenhang brachte. V.EBNER (1888) und REGAUD (1901) bestätigten für die Ratte die charakteristischen Zellassoziationen in den Tubuli. Sie erkannten, daß die Zellgemeinschaften an einem bestimmten Ort der Samenkanälchen zeitlich aufeinanderfolgten, und daß eine Sequenz dieser Stadien sich insgesamt wiederholt. Sie beschrieben die Spermatogenese als ein zyklisches Geschehen und prägten den Begriff des "spermatogenetischen Zyklus". LEBLOND und CLERMONT (1952a) hielten diesen Begriff für mißverständlich, da er zur Beschreibung der gesamten Spermatogenese eingeführt wurde. In ihrer ersten Veröffentlichung über den Samenepithelzyklus der Ratte gaben sie eine Definition, die heute noch Gültigkeit besitzt:
Der Samenepithelzyklus ist definiert als eine Serie von verschiedenen typischen Zellgemeinschaften an einem gegebenen Ort des Hodenkanälchens zwischen dem Erscheinen von zwei gleichen Zellassoziationen.
Der Samenepithelzyklus unterteilt sich in mehrere Stadien, wobei in einem Tubulusquerschnitt gewöhnlich nur ein Stadium vorhanden ist.

Bis 1950 definierten sich die Stadien ausschließlich durch ihre charakteristischen Zellassoziationen (BENDA 1887, v.EBNER 1888, REGAUD 1901, CURTIS 1918, ROOSEN-RUNGE und GIESEL 1950). Die Anzahl der Stadien, die von den einzelnen Autoren identifiziert wurden, variierte stark.
LEBLOND und CLERMONT (1952a) führten diese Diskrepanzen darauf zurück, daß die zellulären Entwicklungsphasen in Hämatoxylin-Eosin-gefärbten Präparaten nicht präzise genug charakterisiert werden konnten. Wie schon beschrieben, hatten 1951 CLERMONT und 1952 LEBLOND und CLERMONT die Entwicklung des akrosomalen Systems bei der Spermatidentransformation mit Hilfe der PAS-Färbung erforscht. Die einzelnen Schritte der Spermiogenese sollten das Kriterium für die Einteilung des Samenepithelzyklus in Stadien sein. Jeder Schritt der Spermiogenese charak-

terisiert ein bestimmtes Stadium im Samenepithelzyklus.

3.3.1. Die Einteilung des Samenepithelzyklus in Stadien aufgrund der Spermatidentransformation

Der Einteilung des Samenepithelzyklus der Ratte legten LEBLOND und CLERMONT (1952a) die Entwicklung des akrosomalen Systems bei der Spermatidentransformation zugrunde. Danach vollzieht sich die Spermiogenese in 19 Schritten (siehe 3.2., S.6,7). Da nach Schritt 14 eine neue Generation von Spermatiden entsteht und in die Transformation eintritt, wird der Samenepithelzyklus in 14 Stadien eingeteilt, wobei Stadium XIV die Teilung der Spermatozyten II und Stadium I eine neue Spermatidengeneration bedeutet. In der folgenden Übersicht wird der Samenepithelzyklus der Ratte mit den einzelnen Schritten der Spermiogenese, die ein Zyklusstadium charakterisieren, und mit dem dazugehörigen Erscheinungsbild der Tubulusepithelien beschrieben.

Stadium I des Samenepithelzyklus beginnt mit dem Erscheinen der neuen, runden Spermatiden, die aus der 2.Reifeteilung der Spermatozyten II hervorgegangen sind. Sertolizellen und A-Spermatogonien säumen die Basalmembran. Spermatozyten I im Pachytän liegen in der nächsten Schicht und Spermatiden (1) und (15) sind gleichermaßen vorhanden.

In Stadium II erscheinen die proakrosomalen Granula in der Golgizone nahe dem Spermatidenkern (2). Ansonsten gibt es A- und Intermediär-(In-)Spermatogonien, Spermatozyten I im Pachytän sowie Spermatiden (16), in Bündeln gelegen.

In Stadium III fließen die proakrosomalen Granula zu einem akrosomalen Granulum in der Golgizone der Spermatiden (3) zusammen. Wenige A-Spermatogonien, vermehrte In-Spermatogonien, Spermatozyten I im Pachytän sowie Spermatiden (16) kennzeichnen das Zellbild.

Im Stadium IV flacht sich das akrosomale Granulum am vorderen Kernpol der Spermatiden (4) ab. Mitosen der In-Spermatogonien sind zu erkennen, desweiteren B-Spermatogonien, Spermatozyten I

im Pachytän und Spermatiden (17).
Stadium V beginnt mit der Differenzierung der Kopfkappe der Spermatiden (5). Die meisten Spermatogonien sind vom Typ B, nur noch wenige A-Spermatogonien sind präsent. Spermatozyten I im Pachytän und gebündelte Spermatiden (17) sind sichtbar.
Im Stadium VI bedeckt die Kopfkappe ein Viertel des Spermatidenkerns (6). Wenige A-Spermatogonien sind im Zellbild anzutreffen, dafür sind viele B-Spermatogonien in Mitose begriffen. Spermatozyten I im Pachytän und Spermatiden (18) sind zu finden.
Im Stadium VII erreicht die Kopfkappe ihre maximale Größe in den Spermatiden (7). Die Spermatogonien zeigen gegenüber dem vorherigen Stadium keine Veränderung. Aus den Mitosen der B-Spermatogonien sind die präleptotänen Spermatozyten I hervorgegangen. Diese Zellen wurden früher von LEBLOND und CLERMONT (1952a) als "resting spermatocytes" bezeichnet. Spermatozyten I im Pachytän sind außerdem vorhanden. Die Spermatiden (18) säumen das Tubuluslumen, wobei ihre Schwänze in das Lumen hineinragen.
Im Stadium VIII wenden sich die Spermatiden (8) mit dem Akrosom der Basalmembran des Tubulus zu. Wenige Spermatogonien vom Typ A, dazwischen liegend die präleptotänen Spermatozyten I, säumen die Basalmembran. Spermatozyten I im Pachytänstadium sind vorhanden. Die Spermatiden (19) liegen gegen Ende dieses Stadiums frei im Lumen des Samenkanälchens.
Im Stadium IX beginnt die Verlängerung der Spermatidenkerne (9). Die A-Spermatogonien teilen sich mitotisch. Zwei Spermatozyten I-Generationen existieren nebeneinander, eine im Leptotän- und die andere im Pachytänstadium.
In Stadium X wird der Zellkern der Spermatiden (10) deutlich länglicher und schmaler. Das Akrosom reicht bis zum distalen Abschnitt des Kerns. Die Spermatiden liegen in Gruppen zwischen den Spermatozyten I im Pachytän. Ansonsten sind noch leptotäne Spermatozyten I zugegen.
In Stadium XI nimmt das Akrosom pyramidenförmige Gestalt an. Die Spermatiden (11) beginnen sich zu bündeln. A-Spermatogonien sind in geringer Zahl vertreten. Desweiteren sind die

beiden Generationen der Spermatozyten I wie in Stadium X in den mittleren Zellschichten des Tubulusepithels gelagert.
Stadium XII präsentiert die Spermatidenkerne (12) in ihrer maximalen Länge. Das Akrosom, seitlich gesehen, erscheint gekrümmt. Die Zahl der A-Spermatogonien steigt an. Spermatozyten I im Pachytän und Leptotän kennzeichnen das Zellbild.
Im Stadium XIII breitet sich das Akrosom über den dorsalen Kernabschnitt der Spermatiden (13) aus. Letztere liegen gebündelt in der lumennahen Zellschicht. Die A-Spermatogonien sind zahlreich vorhanden. Die leptotänen Spermatozyten I gelangen ins Zygotän. die pachytänen ins Diplotän und am Ende des Stadiums ins Diakinesestadium.
Im Stadium XIV erscheinen die Spermatidenkerne (14) deutlich verkürzt, bis zu zwei Drittel ihrer früheren Länge. Die Anfärbbarkeit für PAS hat entscheidend abgenommen. A-Spermatogonien reihen sich auf der Basalmembran aneinander. Die zygotänen Spermatozyten I kommen ins frühe Pachytänstadium. Die ältere Spermatozytengeneration hat sich geteilt, die Spermatozyten II sind entstanden. Diese Zellen sind so kurzlebig, daß sie nur in diesem Stadium sichtbar sind. Sofort treten sie in die 2.Reifeteilung ein.
Mit dem Erscheinen der neuen, runden Spermatidenkerne beginnt ein neuer Samenepithelzyklus.

LEBLOND und CLERMONT (1952b) kamen nach Untersuchung der Hodenkanälchen anderer Nagetiere, wie Hamster, Maus und Meerschweinchen, zu dem Ergebnis, daß der Samenepithelzyklus dieser Tiere in 12 bzw. 13 Stadien zu teilen sei.

Auch anderen Autoren diente die Spermatidentransformation als das wichtigste Kriterium für die Einteilung des Samenepithelzyklus in Stadien. Die Anzahl der Stadien wird in der Literatur verschieden angegeben (Tab.1, S.15).
KRAMER (1960) beschrieb beim Bullen zehn Stadien, TIBA (1965) schloß sich dieser Einteilung an. BERCHTHOLD (1963) fand beim Bullen acht Stadien, LEIDL (1968) teilte diese Meinung, und auch WASCHKE (1971) übernahm diese Einteilung bei einer quanti-

tativen Untersuchung der Spermatogenese. BERNDSTON und DESJARDINS (1974) kamen unter Verwendung derselben Kriterien zu dem Ergebnis, daß der Samenepithelzyklus des Bullen in zwölf Stadien zu teilen sei.

3.3.2. Die Einteilung des Samenepithelzyklus in Stadien aufgrund der Kernmorphologie der Keimzellen und deren Topographie im Tubulusepithel

Diesem Schema der Einteilung des Samenepithelzyklus dient die Kernmorphologie der Keimzellen und ihre topographische Konstellation im Tubulusepithel als Kriterium. Das bedeutet, daß ein Stadium durch eine ganz charakteristische Zellgemeinschaft definiert ist. Der Zyklusbeginn wird mit dem Stadium festgelegt, in dem alle reifen Spermien das Tubuluslumen verlassen haben.
Die folgende Beschreibung der Zyklusstadien des Hundes geschieht nach FOOTE, SWIERSTRA und HUNT (1972).
Im Stadium 1 liegen in einer breiten Schicht um das Lumen herum runde Spermatiden, die gegen Ende dieses Stadiums langsam eine ovale Form annehmen. Die nächsten beiden Schichten werden von Spermatozyten I im Pachytän- und im Leptotänstadium eingenommen. A-Spermatogonien liegen zwischen Sertolizelllen auf der Basalmembran.
Im Stadium 2 beenden die Spermatidenkerne ihre Abflachung. Die Spermatozyten I im Pachytän liegen näher am Lumen als in Stadium 1. Die Spermatozyten I im Zygotän liegen zwischen A-Spermatogonien nahe der Basalmembran.
Im Stadium 3 ist die Spermatidenelongation abgeschlossen. Dieses Stadium ist außerdem durch die 1.Reifeteilung der Spermatozyten gekennzeichnet. Die Spermatozyten I treten vom Pachytän ins Diplotän. Zygotäne Spermatozyten I und A-Spermatogonien sind weiterhin im Zellbild zu finden.
Im Stadium 4 findet die 2.Reifeteilung statt. Neben wenigen Spermatozyten I im Diplotän- und Diakinesestadium werden hier die Spermatozyten II sichtbar. Sie sind nur in diesem vierten

Stadium vertreten. Es existieren schon einige neue, runde Spermatidenkerne, die aus der 2.Reifeteilung hervorgegangen sind. Am Tubuluslumen liegen ältere, längliche Spermatiden in Bündeln. Die zygotänen Spermatozyten I sind ins Pachytänstadium getreten. A-Spermatogonien säumen die Basalmembran.
Stadium 5 beginnt direkt nach der 2.Reifeteilung. Runde Spermatiden mit granulärem Chromatin und längliche, gebündelte Spermatiden kennzeichnen das Zellbild. Nur eine Generation von Spermatozyten (im Pachytän) ist, wie auch in Stadium 6 und 7, sichtbar. Zum ersten Mal treten neben A-Spermatogonien auch B-Spermatogonien ins Bild.
Im Stadium 6 wandern die länglichen, gebündelten Spermatiden in Richtung Lumen. Ansonsten sind runde Spermatiden, Spermatozyten I im Pachytän, B-Spermatogonien und nur noch wenige A-Spermatogonien vertreten.
Im Stadium 7 haben alle länglichen Spermatiden das Lumen erreicht. Alle anderen Zellen liegen wie im vorherigen Stadium vor.
Im Stadium 8 säumen die länglichen Spermatiden das Lumen und verlassen es am Ende des Stadiums. Runde Spermatiden und Spermatozyten I im Pachytän sind zu sehen. Eine zweite Spermatozyten I-Generation ist aus den B-Spermatogonien hervorgegangen, die präleptotänen Spermatozyten. A- und B-Spermatogonien liegen auf der Basalmembran.

Im Sinne des oben beschriebenen Schemas teilten schon v.EBNER (1888) und ROOSEN-RUNGE und GIESEL (1950) den Samenepithelzyklus ein. Nach ORTAVANT (1959) gelten zur Identifizierung der Stadien die Kriterien der Kernmorphologie der Keimzellen und ihre Topographie im Tubulusepithel für den Bullen, Schafbock und Eber. Er unterteilte den Samenepithelzyklus, wie auch die nachfolgenden Autoren, in acht Stadien. Nach SWIERSTRA (1968) gilt diese Einteilung für den Eber und nach FOOTE et al. (1972) für den Hund. Andere französische Autoren wie COUROT und HOCHEREAU-DE REVIERS (1970) schlossen sich dieser Einteilung an. AMANN (1962a) bestätigte die acht Stadien im Samenepithelzyklus des Bullen. Anderer Meinung bezüglich des Hundes waren

IBACH, WEISSBACH und HILSCHER (1976). Sie unterteilten den Samenepithelzyklus in zehn Stadien. 1974 fanden SWIERSTRA, GEBAUER und PICKETT bei Untersuchungen des Samenepithelzyklus des Pferdes acht Stadien, was 1978 von JOHNSON, AMANN und PICKETT bestätigt wurde (Tab.1, S.15).

3.3.3. Der Samenepithelzyklus des Menschen

Auch beim Menschen gibt es einen Samenepithelzyklus. CLERMONT (1963) beschreibt die verschiedenen Generationen von Keimzellen, die charakteristische Zellgemeinschaften bilden. Er teilte den Samenepithelzyklus des Menschen in sechs Stadien ein. Da die PAS-Färbung beim menschlichen Akrosomensystem keine so guten Ergebnisse erzielte wie bei den anderen Spezies und somit die Schritte der Spermiogenese sich weniger gut identifizieren ließen, diente ihm die Kernmorphologie der Keimzellen und ihre Topographie im Tubulusepithel als Kriterium der Einteilung in Zyklusstadien.
Die Stadien im menschlichen Samenepithelzyklus nehmen nur kleine Gebiete im Tubulusepithel ein, nicht den gesamten Tubulusquerschnitt, was dazu führt, daß in Querschnittsbildern nicht nur ein Stadium wie bei den untersuchten Säugern, sondern meistens drei Stadien gleichzeitig sichtbar sind (CLERMONT 1963, WASCHKE 1971). Damit besteht ein grundlegender Unterschied zu den Samenepithelzyklen der Tiere.
LEIDL (1968) und LEIDL und WASCHKE (1970) beschreiben, daß bei den Anthropoiden der Samenepithelzyklus nach dem Muster des Menschen abläuft.

Tab. 1: Einteilung des Samenepithelzyklus bei verschiedenen Tierarten.

Jahr	Autor	Tierart	Anzahl d. Stadien	Kriterium der Einteilung
1887	Benda	kl.Nager, Rd. Sw.,Hd.,Ktz.	5	Zellassoziation
1888	v. Ebner	Ratte	12	Zellassoziation
1901	Regaud	Ratte	12	Zellassoziation
1918	Curtis	Maus, Kan.	8	Zellassoziation
1950	Roosen-Runge, Giesel	Ratte	8	Zellassoziation
1952a	Leblond, Clermont	Ratte	14	Akrosomensystem
1952b	Leblond, Clermont	Hamster, Meersw.	13	Akrosomensystem
1955	Clermont, Leblond	Sf., Affe	12	Akrosomensystem
1959	Ortavant	Sf.,Rd.,Sw.	8	Zellassoziation
1960	Kramer	Rd.	10	Akrosomensystem
1962a	Amann	Rd.	8	Zellassoziation
1963	Clermont	Mensch	6	Zellassoziation
1963	Hochereau	Rd., Ratte	8	Zellassoziation
1963	Swierstra, Foote	Kan.	8	Zellassoziation
1963	Berchthold	Rd.	8	Akrosomensystem
1965	Tiba	Rd.	10	Akrosomensystem
1968	Leidl	Rd.	8	Akrosomensystem
1968	Swierstra	Sw.	8	Zellassoziation
1972	Foote et al.	Hd.	8	Zellassoziation
1974	Swierstra et al.	Pfd.	8	Zellassoziation
1974	Berndston, Desjardins	Rd.	12	Akrosomensystem
1976	Ibach et al.	Hd.	10	Zellassoziation
1978	Johnson et al.	Pfd.	8	Zellassoziation

3.4. Die Spermatogenesewelle

1888 definierte v.EBNER den Begriff der spermatogenetischen Welle wie folgt: "Diese Thatsache der räumlichen Aufeinanderfolge der zeitlichen Entwicklungsstadien weist darauf hin, daß im Verlaufe eines Samenkanälchens die Spermatogenese nach Art einer Welle abläuft, das heißt so, daß jeder dem Verlaufe eines Samenkanälchens angehörige Abschnitt um ein Zeitmoment später denselben Entwicklungsprozeß beginnt, wie der vorhergehende, sodaß auf einer gewissen Strecke, welche man einer Welle vergleichen könnte, alle Entwicklungsphasen vertreten sind."
HOCHEREAU rekonstruierte 1963 aus Tubulusquerschnitten die spermatogenetische Welle und gab ihre Länge für die Ratte mit ca. 20 mm und für den Bullen mit ca. 10 mm an.
PEREY, CLERMONT und LEBLOND (1961) gelang es bei der Ratte und TIBA (1965) beim Bullen, aus fixiertem Hodengewebe Tubuli seminiferi zu isolieren und anhand von histologischen Längsschnittpräparaten die Welle darzustellen. Ihre Länge bei der Ratte wird von PEREY et al. (1961) mit ca. 23 mm angegeben. TIBA (1965) mißt beim Bullen die Länge der einzelnen Stadien mit 0,06-2,5 mm.

In der Tubuluslängsachse folgen charakteristische Zellgemeinschaften, Segmente, aufeinander, die den Stadien der Tubulusquerschnitte entsprechen und den typischen Ablauf des Samenepithelzyklus widerspiegeln. Eine Serie von Segmenten, d.h. von Veränderungen des Samenepithels entlang der Tubuluslängsachse bis zur Wiederkehr des gleichen Segmentes, wird als Spermatogenesewelle bezeichnet.
Die Segmente werden in gleicher Weise wie die Stadien nummeriert. Innerhalb einer Spermatogenesewelle folgen die Segmente geordnet hintereinander:

...II - III - IV - V - VI - VII - VIII - I - II...

Spermatogenesewelle

PEREY et al. (1961) stellten weiterhin fest, daß sich die Segmente vom Rete testis aus in distaler Richtung in absteigender Nummernfolge aneinanderreihen: (...VIII - VII - VI...).
Es gibt allerdings Modulationen, Übersprünge und Inseln (KRAMER 1960, PEREY et al. 1961, HOCHEREAU 1963a, TIBA 1965), die die beschriebene kontinuierliche Segmentfolge aufheben.
Bei einer Modulation kehrt sich die Reihe der fortlaufenden Segmentnummern plötzlich um:

...II - III - IV - V - IV - III - II - III - IV...
Modulation Modulation

In einer Spermatogenesewelle können mehrere Modulationen auftreten. Die Kontinuität der Segmentfolge ist aber trotz Umkehrung immer gewährleistet. Nach PEREY et al. (1961) und TIBA (1965) kommen Modulationen in 80 % der Spermatogenesewellen vor.
Ein Übersprung bedeutet die Auslassung eines oder mehrerer Segmente im Verlauf der Welle:

...II - III - V - VI - VII...
Übersprung

Als eine Insel bezeichnet man dasjenige Segment, das seiner Entwicklungsphase nach nicht in den Ablauf der Welle hineinpaßt:

...II - III - VII - IV - V...
Insel

Für den Menschen existiert eine Spermatogenesewelle in dem Sinne, daß sich die Segmente im Längsverlauf eines Tubulus wohlgeordnet folgen, nicht (HELLER und CLERMONT 1964). Die Phänomene wie Modulation, Insel und Übersprung, die bei den Tieren eine Abweichung von der geordnet verlaufenden Welle bedeuten, scheinen beim Menschen die Regel zu sein. LEIDL (1968) führt dies auf eine fehlende Koordination zurück.

3.5. Die Steuerung der Spermatogenese

Die Schichtung des Samenepithels in den Hodenkanälchen kommt durch streng geregelte Zellteilungen zustande. Sind die Spermatogonien bereit, sich in Spermatozyten I zu teilen und somit in die nächste Zellschicht aufzurücken, so treten gleichzeitig die Spermatozyten I vom Zygotän- ins Pachytänstadium. Diese erreichen damit die dritte Zellschicht. Inzwischen haben die Spermatozyten II die 2.Reifeteilung durchlaufen,und die daraus hervorgehenden Spermatiden liegen dann in der vierten Zellschicht. Folglich verlaufen die beschriebenen Teilungs- und Umbildungsvorgänge synchron (LEIDL 1968).

In den männlichen Gonaden wird der Ablauf der Spermatogenese durch hormonale Einwirkung ermöglicht. Über das Prinzip der Steuerung der Spermatogenese liegen verschiedene Hypothesen vor. So beschreibt LEIDL (1968), daß ein Sychronisationsfaktor für die Erklärung eines einheitlichen Stadiums im Tubulusquerschnitt allein nicht ausreicht. Seiner Meinung nach müssen die Mitosen aller Spermatogonien im Kanälchenquerschnitt gleichzeitig beginnen, d.h. sie müssen koordiniert sein. Er macht dafür einen Koordinationsfaktor 1 verantwortlich. Desweiteren postuliert der Autor einen Koordinationsfaktor 2, der im Verlauf der Spermatogenesewelle eine kontinuierliche zeitliche Hintereinanderschaltung der Spermatogonienteilungen bewirkt. Im Gegensatz zu den Tieren kommen beim Menschen in einem Tubulusquerschnitt mehrere Zyklusstadien gleichzeitig vor, die nicht einmal im Verlauf des Samenepithelzyklus aufeinanderfolgende Stadien sind. LEIDL (1968) und LEIDL und WASCHKE (1970) erklären diese Tatsache damit, daß bei dieser Spezies wie auch bei den Anthropoiden keine Koordinationsfaktoren existieren, wohl aber ein Synchronisationsfaktor.

Für die Ratte beschreiben PEREY et al. (1961) zum einen eine "embryonale Theorie", bei der ein spermatogenetisches Muster schon im Embryo festgelegt ist, zum anderen eine "Koordinationstheorie", bei der Interaktionen benachbarter Zellen eine Rolle spielen sollen.

DYM und FAWCETT (1971) fanden bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen Interzellularbrücken sowohl zwischen Spermatogonien als auch zwischen Spermatozyten und Spermatiden. Sie vermuteten eine Bedeutung dieser Synzytien für die Teilungsvorgänge im Samenepithelzyklus.

3.6. Die Spermatogenesedauer

Eine Anzahl von Autoren haben sich bereits bemüht, sowohl die Dauer der Spermatogenese als auch die des Samenepithelzyklus zu erforschen.

3.6.1. Die absolute Dauer des Samenepithelzyklus

Die heute übliche Methode, die Dauer des Samenepithelzyklus zu bestimmen, ist die Autoradiographie. Dazu werden radioaktive Markierungssubstanzen, wie ^{3}H-Thymidin, dem lebenden Tier intravenös verabreicht. Im histologischen Hodenpräparat kann man dann nicht nur die Dauer des Samenepithelzyklus bestimmen, sondern auch die Lebensdauer der einzelnen Keimzellen.

Tab. 2: Die absolute Dauer(d=dies) des Samenepithelzyklus (SEZ), bestimmt durch Markierung der Zellen mit ^{3}H-Thymidin bei verschiedenen Tierarten.

Autor	Tierart	abs. Dauer des SEZ	Spermatogenesedauer
Clermont, Leblond, Messier (1959)	Ratte	12,2 d	48,0 d
Hochereau, Courot, Ortavant (1964)	Bulle	13,5 d	54,0 d
Hochereau et al. (1964)	Schaf	10,4 d	49,0 d
Swierstra (1968)	Eber	8,5 d	34,4 d
Foote et al. (1972)	Hund	13,6 d	-
Swierstra et al. (1974)	Pferd	12,2 d	49,0 d

3.6.2. Die Dauer der Stadien im Samenepithelzyklus

Betrachtet man in einem Querschnittspräparat viele Tubulusquerschnitte, so erkennt man unschwer, daß bestimmte Stadien häufiger vertreten sind als andere. Daraus ist zu schließen, daß die Dauer der einzelnen Stadien im Samenepithelzyklus unterschiedlich ist.
Eine Reihe von Autoren haben diese Stadienfrequenz untersucht, indem sie nach einem vorher festgelegten Modus die Stadien in den Samenkanälchen auszählten (ROOSEN-RUNGE und GIESEL 1950, LEBLOND und CLERMONT 1952b, ORTAVANT 1959, KRAMER 1960, SWIERSTRA 1968, FOOTE et al. 1972, SWIERSTRA et al. 1974).
Auf diese Weise kann eine Aussage über die prozentuale Verteilung der Stadien im Samenepithelzyklus gemacht werden. Aus dem Ergebnis läßt sich weiterhin die relative Frequenz eines Zyklusstadiums ablesen. Bei Kenntnis der absoluten Samenepithelzyklusdauer kann über die relative Frequenz die absolute Fortbestandsdauer eines Stadiums errechnet werden (LEBLOND und CLERMONT 1952b, AMANN 1962a, SWIERSTRA und FOOTE 1965, SWIERSTRA 1968). Übereinstimmung herrscht inzwischen darüber, daß bei einer Spezies die Dauer der einzelnen Zyklusstadien konstant ist.

3.6.3. Die Dauer der Spermatogenese

Der Beginn der Spermatogenese wird heute mit dem Erscheinen der ersten Mitosen der Spermatogonien festgelegt (SWIERSTRA 1968); am Ende der Spermatogenese sind alle reifen Spermien in das Samenkanälchen abgegeben worden. Die Spermatogenese ist ein konstantes Vielfaches der Dauer des Samenepithelzyklus (ORTAVANT 1959, ORTAVANT et al. 1977).
Wie eingangs schon aufgeführt, liegen die Keimzellen im Tubulus in Schichten übereinander. Die Zyklusdauer ist diejenige Zeit, die eine Keimzelle benötigt, in die nächst höhere Zellschicht aufzurücken. Daraus ergibt sich, daß der Samenepithelzyklus ca. viermal ablaufen muß, bevor aus einer differenzierten Sperma-

togonie reife Spermien entstehen (Tab.2, S.19).
Für die Ratte errechnet sich die Spermatogenesedauer mit 48 Tagen (CLERMONT, LEBLOND und MESSIER 1959), HOCHEREAU et al. (1964) geben die Zeit für den Bullen und den Schafbock mit 54 bzw. 49 Tagen an, und nach Untersuchungen SWIERSTRAs (1968) nimmt die Spermatogenese des Ebers 34,4 Tage in Anspruch.

4. MATERIAL UND METHODEN

4.1. Material

Das Material stammt von 33 Hauskatern, die in Berliner Kleintierpraxen und in der Klinik für kleine Haustiere der FU Berlin zur Kastration kamen. Die Tiere wurden im Alter zwischen 7 und 31 Monaten nach den üblichen Methoden kastriert.

4.2. Histologische Methoden

Die Präparation der beiden Hoden erfolgte direkt im Anschluß an die Kastration. Die Hoden wurden von Hüllen und Nebenhoden freipräpariert und zweimal quer durchschnitten, so daß je Hoden drei etwa 3-5 mm starke Scheiben entstanden.
Zur Fixation wurden die Gewebestücke 18 Stunden in die Fixierungsflüssigkeit nach STIEVE (ROMEIS 1968: § 333) eingelegt. Die Entwässerung erfolgte in der aufsteigenden Alkoholreihe. Anschließend wurden die Präparate durch Methylbenzoat und Xylol geführt und in Paraffin eingebettet. Von jedem Tier wurden 30-50 Hodenschnitte angefertigt; die Schnittdicke betrug 5 µm. Unter verschiedenen Färbemethoden wurden die Hämatoxylin-Eosin- und die PAS-Färbung als besonders geeignet ausgewählt. Letztere wurde bevorzugt, da die Entwicklungsprozesse im Akrosomensystem der Spermatiden durch die PAS-positive Reaktion sehr gut beobachtet werden können (LEBLOND und CLERMONT 1952b).

4.3. Histometrische Methoden

4.3.1. Stadienfrequenz

Die Bestimmung der Stadienfrequenz erfolgte für jedes Tier. Pro Tier kamen mehrere histologische Schnitte zur Auswertung.

Pro Schnitt wurden willkürlich zwei Orte im Mikroskop eingestellt, von denen aus der Schnitt einmal in der Querrichtung abgefahren wurde. Auf diesen Linien wurden bei allen erscheinenden,etwa kreisrunden Tubulusquerschnitten die Stadien bestimmt und gezählt, und zwar solange, bis jedes Zyklusstadium mindestens zehnmal repräsentiert war.

4.3.2. Tubulusdurchmesser

Es sollte der Tubulusdurchmesser für jedes Tier bestimmt werden. Da nicht bekannt war, ob sich der Durchmesser eines Tubulus seminiferus des Katers im Ablauf eines Samenepithelzyklus ändert, wurden zunächst bei drei Tieren verschiedenen Alters (7,9 und 24 Monate) die Tubulusdurchmesser für jedes Stadium getrennt gemessen.
Pro Tier wurden in einem histologischen Schnitt alle runden Tubulusquerschnitte mit Hilfe eines geeichten Meßokulars gemessen. Als "rund" wurden alle die Tubuli betrachtet, deren kürzere Durchmesser sich zu den längeren Durchmessern etwa im Verhältnis 1:1,4 verhielten (TIBA 1965). Der Meßwert eines Tubulusdurchmessers ergab sich folglich aus dem Mittelwert eines kürzeren und eines längeren Querschnitts desselben Tubulus.
Um festzustellen, ob sich in den einzelnen Stadien die Mittelwerte der Tubulusdurchmesser unterscheiden, wurden die Meßwerte der drei Tiere einer einfachen Varianzanalyse unterzogen. Im Ergebnis ließ sich bei allen drei Tieren kein Unterschied in den mittleren Tubulusdurchmessern der einzelnen Stadien nachweisen. Dies bedeutet, daß man aufgrund eines Tubulusdurchmessers n i c h t auf ein bestimmtes Stadium im Samenepithelzyklus schließen kann.
Nach diesem Vorversuch erschien es vertretbar, das jeweilige Zyklusstadium bei der Messung unberücksichtigt zu lassen. Für jedes der 28 Tiere wurden bei 15 willkürlich ausgesuchten, runden Tubulusquerschnitten unabhängig vom Zyklusstadium die Durchmesser, gemittelt aus einem Quer- und einem Längsschnitt, bestimmt.

4.4. Statistische Methoden

Bei der Untersuchung der Stadienfrequenz und des Tubulusdurchmessers wurden Methoden der beschreibenden Statistik angewandt. Unterschiede zwischen den Einzeltieren und in den verschiedenen Altersgruppen wurden mit einer einfachen Varianzanalyse geprüft. Die Darstellung der einzelnen Variablen zeigte, daß von der Annahme symmetrischer Verteilungen ausgegangen werden konnte.
Bei der Untersuchung der Verteilung der Zyklusstadien wurde der Kruskal-Wallis-Test zur Überprüfung der Gruppenunterschiede verwendet.
Als bedeutsam wurden Unterschiede betrachtet, wenn sich eine Überschreitungswahrscheinlichkeit von $p < 0{,}05$ ergab.

5. EIGENE UNTERSUCHUNGEN

5.1. Der Samenepithelzyklus des Katers

In den histologischen Querschnittsbildern der Tubuli seminiferi des Katers findet man wie bei den anderen bisher untersuchten Spezies charakteristische Zellgemeinschaften. Die samenbildenden Zellen liegen in Schichten übereinander. Es sind vier Keimzellschichten, die sich jeweils aus den Spermatogonien, den Spermatozyten in ihren verschiedenen Generationen und den Spermatiden in ihren Transformationsschritten zusammensetzen. Nach den vorliegenden Untersuchungen konnten beim Kater acht unterschiedliche Zellgemeinschaften in den Samenkanälchen gefunden werden, wobei gewöhnlich in einem Tubulusquerschnitt nur eine typische Zellassoziation anzutreffen war.

5.1.1. Kriterien der Einteilung des Samenepithelzyklus in Stadien

Für die Einteilung des Samenepithelzyklus des Katers wurde von den in der Literatur genannten Kriterien (s.3.3.1., S.9 und 3.3.2., S.12) ausgegangen. Das Hauptkriterium ist die Transformation der Spermatidenkerne. Weiterhin ist die zelluläre Zusammensetzung einer Zellgemeinschaft in einem Tubulusquerschnitt und die Topographie der einzelnen Zellgenerationen für die Definition eines Stadiums von Bedeutung (Abb.2, S.33).
Der Samenepithelzyklus beginnt mit dem Stadium der neuen Spermatidengeneration (I), in dem die aus der 2.Reifeteilung hervorgegangenen Spermatidenkerne zum ersten Mal erscheinen. Zu diesem Stadium gehören außerdem die Mitosen der differenzierten A-Spermatogonien, aus denen jetzt die In-Spermatogonien hervorgehen.
Der Samenepithelzyklus endet, wenn die Spermatidenkerne ihre endgültigen Gestalt angenommen haben. Gleichzeitig ist die 2.Reifeteilung der Spermatozyten abgeschlossen, und die Anzahl der A-Spermatogonien ist maximal.

5.1.2. Die Zellen im Samenepithel

Sertolizellen

Die Sertolizellen liegen auf der Basalmembran. Es sind große, ovale Zellen, die oft PAS-positives Material in ihr Zytoplasma eingelagert haben. Die Zellgrenzen sind unscharf und oft schwer von der Nachbarzelle abzugrenzen. Die Plasmaausläufer könne sich sehr lang bis in das Zentrum eines Samenkanälchens ausdehnen, wo sie mit den Spermatiden in Kontakt treten. Der Zellkern hat eine längsovale oder dreieckige Form; die Kernmembran erscheint eingefaltet.Ein großer Nukleolus ist gut erkennbar.

A-Spermatogonien (Abb.2)

Die A-Spermatogonien des Katers sind große, ovale Zellen, die mit ihrer Längsachse parallel zur Basalmembran liegen. Bei diesen Zellen befindet sich nur selten PAS-positives Material im Zytoplasma. Der Zellkern ist groß und hat eine rund-ovale Form. Das Chromatin zeigt eine feine, gleichmäßige Struktur, so daß der Kern homogen erscheint. Nur an der Kernmembran scheint das Chromatin dichter zu sein, weshalb man diese als eine klare, dünne Linie erkennt. Ein runder, mittig gelegener, heller Nukleolus ist vorhanden. In einer A-Spermatogonie findet man selten Chromatinschollen.

In-Spermatogonien (Abb.2)

Die Intermediär-Spermatogonien gleichen in ihrer Größe den A-Spermatogonien, unterscheiden sich jedoch in ihrem Zellkern von ihnen. Der Kern der In-Spermatogonien ist oval und besitzt neben einem dunklen Nukleolus unregelmäßig verteilte Chromatinschollen in unterschiedlicher Größe. Das Chromatin verdichtet sich besonders an der Kernmembran, die deshalb die Gestalt eines dichten Chromatinringes annimmt.

B-Spermatogonien (Abb.2)

Die B-Spermatogonien sind ovale Zellen, die etwas kleiner als die A- und In-Spermatogonien sind. Der Zellkern ist rund und dunkel, seine Größe ist unterschiedlich. Die Anzahl der Chromatinschollen nimmt zu. Das Chromatin liegt in groben Klumpen an der Kernmembran, was dem B-Spermatogonienzellkern sein typisches Aussehen verleiht.

Spermatozyten (Abb.2)

Die Spermatozyten I gehen aus der Mitose einer B-Spermatogonie hervor und durchlaufen eine Meiosis:

Präleptotän

Die Spermatozyten I im Präleptotänstadium gleichen noch sehr in Größe und Form den Zellen, aus denen sie durch Mitosen hervorgegangen sind, den B-Spermatogonien. Der Zellkern ist rund und enthält dunkel angefärbtes, fein granuliertes, gleichmäßig im Kern verteiltes Chromatin. Ein oder zwei Nukleoli sind noch schwach erkennbar. Die Kernmembran zeichnet sich deutlich ab.

Leptotän

Der Zellkern ist in diesem Stadium, mit dem die Prophase beginnt, kleiner als im Präleptotän. Das Chromatin erscheint etwas aufgelockert. Man erkennt kleine chromatinfreie Areale im Zellkern.

Zygotän

Der Zellkern ist rund, er nimmt allmählich an Größe zu. Das Chromatin ist aufgelockert. In diesem Stadium besitzt der Kern eine charakteristische, chromatinfreie Zone, das Chromatin füllt den Zellkern halbmondförmig aus.

Pachytän

Die ganze Zelle ist bedeutend gewachsen. Im Zellkern erscheint das Chromatin wie ein grobes Netz, gleichmäßig verteilt.

Diplotän

In diesem selten zu sehenden Stadium hat der Kern seine maximale Größe erreicht. Das Chromatin ist nicht mehr so grob wie im Pachytän, sondern die Chromosomen sind als Fäden erkennbar.

Diakinese

Auch dieses Stadium ist selten zu finden. Durch die Trennung der homologen Chromosomen, und die beginnende Anordnung in der Äquatorialebene erscheint der Zellkern im Vergleich zu den vorangehenden Stadien heller. Die Kernmembran wird vollständig aufgelöst.

Spermatozyten II

Die Spermatozyten II sind wesentlich kleinere Zellen als die Spermatozyten I. Sie treten in verschiedenen Erscheinungsformen auf. Ihr Zellkern ist rund, mit einer deutlichen Kernmembran. Das Chromatin ist feinmaschig im Kern verteilt. Falls ein Nukleolus vorhanden ist, ist er nur schwach erkennbar. In dieser Ausprägungsform ist es sehr schwierig, die Zellen von den Spermatiden zu unterscheiden. Meistens liegen die Spermatozyten II jedoch als Mitosestadien vor und können so einfacher diagnostiziert werden. Hierbei ist das Chromatin kräftig angefärbt und liegt in großen,groben Klumpen im Zellkern. Ein Nukleolus ist nicht zu erkennen.

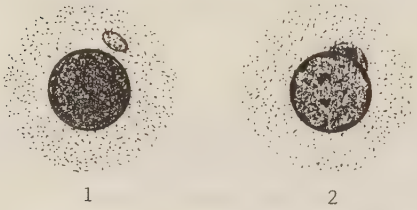
Spermatiden (Abb.1)

Die Spermatiden gehen aus der 2.Reifeteilung der Spermatozyten hervor und besitzen einen haploiden Chromosomensatz. Sie erfahren eine morphologische Umgestaltung, die sich beim Kater in zehn Schritten vollzieht.

Mit der PAS-Färbetechnik wird die Entwicklung des akrosomalen Systems gut dargestellt, so daß es wenig Schwierigkeiten bereitet, die einzelnen Transformationsschritte der Spermatiden in Spermien zu verfolgen.

Direkt nach der 2.Reifeteilung sind die Spermatiden (1) kleine, runde Zellen mit zentral gelegenem Zellkern, in dem das Chromatin gleichmäßig homogen erscheint. Eine Golgizone kann im Zytoplasma neben dem Zellkern wahrgenommen werden.
In Schritt (2) der Spermatidentransformation sind im Zellkern 2-3 unterschiedlich große Chromatinschollen erkennbar. Der Kern erscheint heller, das Chromatin hat sich mehr oder weniger unregelmäßig an die Kernmembran angelagert. In der Golgizone zeigt sich ein PAS-positives Granulum.
Die Kernmembran der Spermatiden ist im folgenden Schritt (3) gleichmäßig dick. Der Kern ist hell und enthält mehrere Chromatinschollen. Das akrosomale Granulum liegt breitflächig über dem proximalen Kernabschnitt. An dieser Stelle scheint sich die Kernoberfläche leicht abgeflacht zu haben.
Schritt (4) der Spermatidentransformation ist charakterisiert durch die Ausbildung der Kopfkappe. Das deutlich PAS-positiv angefärbte akrosomale System bedeckt die Kernoberfläche bis zu einem Drittel. Im Kern stellen sich die Chromatingranula gut dar. Die Golgizone ist in der Nähe des vorderen Kernpols zu finden.
Charakteristisch für Schritt (5) der Spermatidentransformation ist die Orientierung des vorderen Kernpols zur Basalmembran des Hodenkanälchens. Der runde, zentral in der Zelle gelegene Kern wird zur Hälfte von dem akrosomalen System bedeckt. Die Golgizone wandert im Zytoplasma in Richtung des hinteren Kernendes.
In Schritt (6) nimmt der Spermatidenkern eine ovale Form an und liegt exzentrisch im Zytoplasma. Das Akrosom tritt mit seiner zylindrischen Gestalt deutlich an der Kernspitze hervor, seine Ausdehnung auf der Kernoberfläche erreicht das hintere Kernende. An dieser Stelle scheint sich das Chromatin zu verdichten, so daß der Spermatidenkern hier dunkler erscheint

Abb. 1: Die Schritte der Spermiogenese des Katers nach der PAS-Färbung.



1 2

GOLGIPHASE (1,2)

3 4

KAPPENPHASE (3,4)

5 6 7 8

AKROSOMENPHASE (5,6,7,8)

9 10

REIFUNGSPHASE (9,10)

als in seiner vorderen Hälfte. Ein großes Chromatinkörperchen fällt in dem hellen Kernabschnitt auf.
In Schritt (7) zeigt der Spermatidenkern eine bemerkenswerte Elongation. Er hat in diesem Schritt seine maximale Länge erreicht. In seitlicher Betrachtung ist er abgeflacht und leicht gekrümmt. Das Akrosom hat sich über den dorsalen Kernabschnitt ausgebreitet. Das Chromatin verdichtet sich zunehmend, wodurch der Kern dunkel und homogen erscheint. Das Zytoplasma hat sich ganz in Richtung des hinteren Kernpoles verlagert, wo jetzt auch das Flagellum auffällt.
In Schritt (8) der Spermatidentransformation verkürzt sich der Zellkern. Seine Form ist schmal. An der Kernspitze flacht sich das Akrosom etwas ab, es zeigt nur noch eine schwach PAS-positive Reaktion. Der Spermatidenkern hat mit diesem Schritt seine endgültige Gestalt erreicht. Am hinteren Kernende hat sich im Zytoplasma das Flagellum herausgebildet, es wird im Mittelstück von einer Mitochondrienhülle umgeben.
In Schritt (9) verdichtet sich das Chromatin weiterhin, und das Zytoplasma wird reduziert.
In Schritt (10) wird die Transformation der Spermatiden in Spermien vollendet. Die Entwicklung des Flagellums ist abgeschlossen, es ragt nun in das Tubuluslumen hinein. Das nicht verbrauchte Zytoplasma ist von der Zelle abgetrennt, und das Akrosom zeigt keinerlei PAS-positive Reaktion mehr. Die reife Spermatide wird als Spermium in das Tubuluslumen entlassen.

5.1.3. Beschreibung der Zyklusstadien

Der Samenepithelzyklus des Katers läßt sich nach den oben genannten Kriterien (s.S.25) in acht Stadien einteilen. Die Stadien werden im folgenden definiert und mit Namen versehen. Diese Namen beziehen sich auf die charakteristischen Schritte der Spermatiden während ihrer Transformation in Spermien. Einige Zyklusstadien sind jedoch auch hinsichtlich ihrer Zellzusammensetzung und dem Vorkommen bestimmter Zellen so auffällig, daß für diese Stadien eine zusätzliche Bezeichnung gewählt wurde.

Für die Definition der Zyklusstadien wurde außer der Spermatidentransformation auch die Zellassoziation berücksichtigt. Die beschriebenen Zellen überwiegen in den jeweiligen Stadien und sind für diese charakteristisch. Es muß aber betont werden, daß weder die Definitionen noch die Übersicht der Abbildung 2 als Schablone zu verstehen sind, sondern es können durchaus Zellen aus benachbarten Stadien beobachtet werden. Dies wird besonders deutlich im Stadium der Chromatinverdichtung (VII) und im Stadium der 2.Reifeteilung (VIII), wo sich die Spermatozytenkerne von der Diakinese über die Meta- und Anaphase zu den Interkinesekernen der Spermatozyten II und den folgenden Mitosestadien entwickeln.

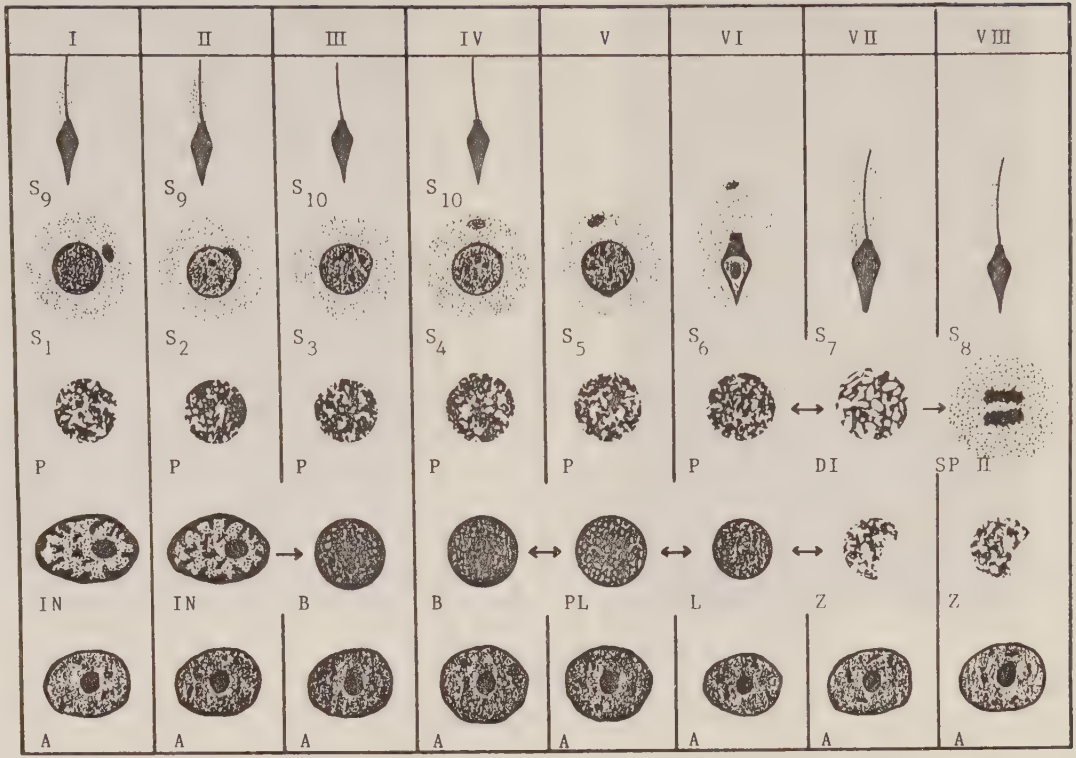
In den Abbildungen der Zyklusstadien werden folgende Abkürzungen verwendet:

BM	Basalmembran	Z	Spermatozyt I im Zygotän
SER	Sertolizelle	P	Spermatozyt I im Pachytän
A	A-Spermatogonie	DI	Spermatozyt I im Diplotän
IN	Intermediär-Spermatogonie	DIA	Spermatozyt I in der Diakinese
B	B-Spermatogonie	SP II	Spermatozyt II
PL	Spermatozyt I im Präleptotän	S	Spermatide
L	Spermatozyt I im Leptotän		

Alle abgebildeten Fotos sind nach PAS-gefärbten histologischen Präparaten entstanden.

Abb. 2: Der Samenepithelzyklus des Katers nach der PAS-Färbung.

Die Spermatogonien (A,IN,B) und die Spermatozyten I (PL,L,Z,P,DI) sind ohne Zytoplasma, die Spermatozyten II (SP II) und die Spermatiden (S) sind mit Zytoplasma dargestellt. Die Pfeile zwischen den Stadien sollen darauf hinweisen, daß die betreffenden Zellen auch in den benachbarten Stadien zu beobachten sind.

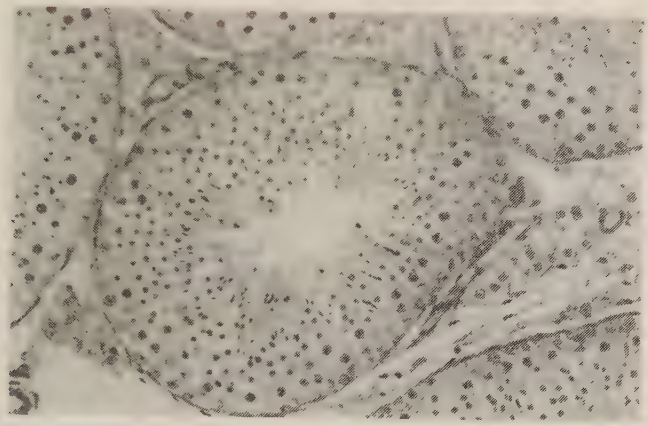


Stadium der neuen Spermatidengeneration (I)

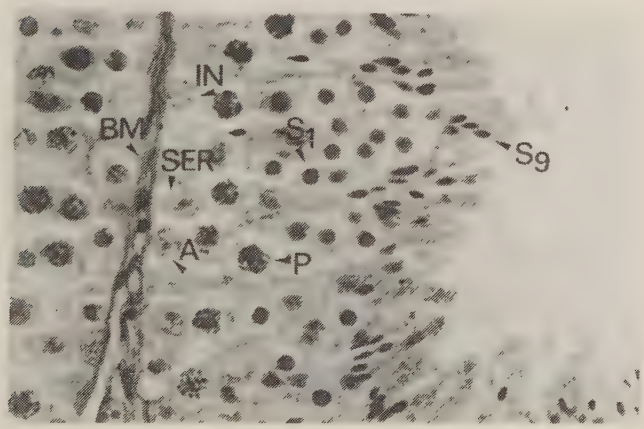
Zellen: Sertolizellen
A- und In-Spermatogonien
Spermatozyten I (Pachytän)
Spermatiden (1) und (9)

Das Stadium der neuen Spermatidengeneration (I) beginnt nach der 2.Reifeteilung mit dem Auftreten einer neuen Spermatidengeneration (1): es sind kleine, runde Zellen mit runden, zentral gelegenen, homogenen Zellkernen. Sie liegen zwischen den älteren Spermatiden (9), die jetzt beginnen, sich aus dem Zytoplasma der Sertolizellen zu lösen und in Richtung des Tubuluslumens zu wandern.
In der zweiten Keimzellschicht, von der Basalmembran aus betrachtet, liegen die Spermatozyten I, die gerade ins Pachytän eingetreten sind.
A-Spermatogonien, deren Zahl in diesem Stadium auffallend hoch ist, säumen die Basalmembran. Auch die In-Spermatogonien, die jetzt aus den Mitosen der A-Spermatogonien hervorgegangen sind, liegen nahe der Basalmembran.

Stadium der neuen Spermatidengeneration (I)

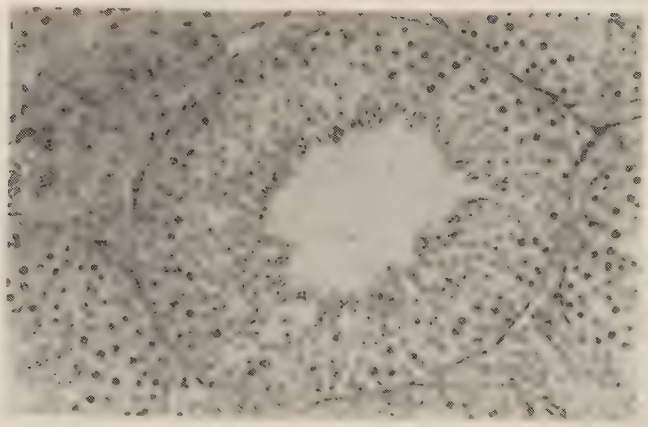


Vergrößerung: 200 x

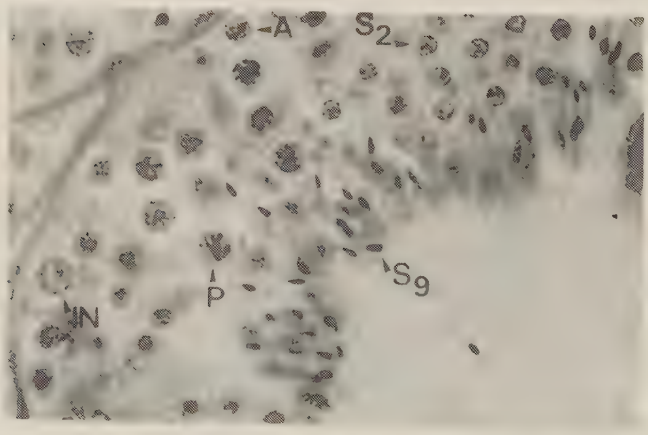


Vergrößerung: 580 x

Stadium der Golgiphase (II)



Vergrößerung: 200 x



Vergrößerung: 580 x

Stadium der Golgiphase (II)

Zellen: Sertolizellen
A- und In-Spermatogonien
Spermatozyten I (Pachytän)
Spermatiden (2) und (9)

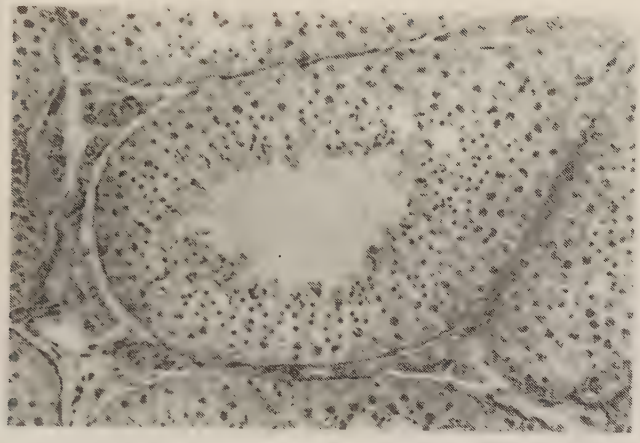
Im Stadium der Golgiphase des Samenepithelzyklus sind die älteren Spermatiden (9) weiter vorwärts in Richtung des Tubuluslumens gewandert. In den jüngeren Spermatidenkernen (2) sind jetzt 2-3 Chromatingranula erkennbar, ebenso eine deutliche Kernmembran. In manchen Zellen ist in der Golgizone ein sich PAS-positiv anfärbendes, akrosomales Granulum anzutreffen.
Die Spermatozyten I befinden sich im Pachytänstadium.
Die Anzahl der A-Spermatogonien ist etwas gesunken, dafür sind die In-Spermatogonien zahlreicher geworden.

Stadium der Kappenphase (III)

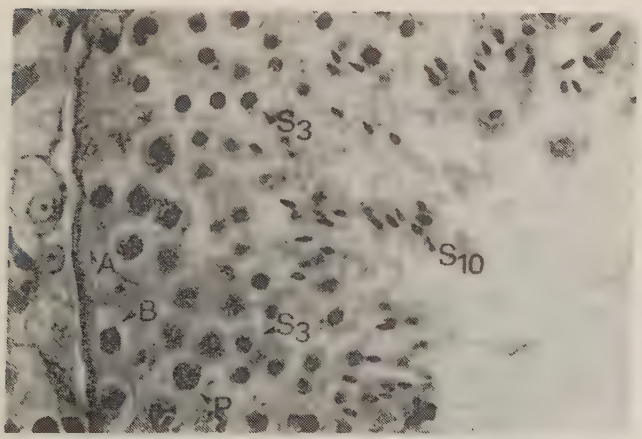
Zellen: Sertolizellen
A- und B-Spermatogonien
Spermatozyten I (Pachytän)
Spermatiden (3) und (10)

Die älteren Spermatiden (10) haben nun ihre Vorwärtsbewegung beendet. Sie haben sich vollständig aus dem Zytoplasma der Sertolizellen gelöst. Noch liegen sie in Gruppen, ihre Schwänze ragen ins Tubuluslumen. Bei den jungen Spermatiden (3) breitet sich das akrosomale Granulum über den vorderen Kernpol aus, der an dieser Stelle etwas abgeflacht erscheint.
Die Spermatozyten I liegen unverändert im Pachytän vor.
Die Zahl der A-Spermatogonien vermindert sich weiterhin, In-Spermatogonien sind nicht mehr anzutreffen. Aus ihnen sind mitotisch die B-Spermatogonien entstanden, deren erstmaliges Auftreten für dieses Stadium kennzeichnend ist.

Stadium der Kappenphase (III)

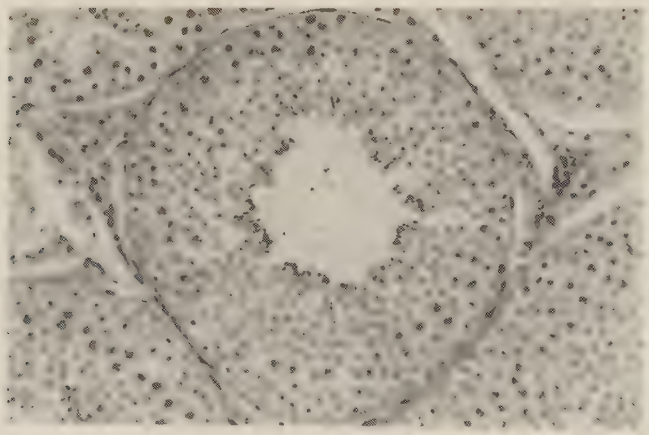


Vergrößerung: 200 x

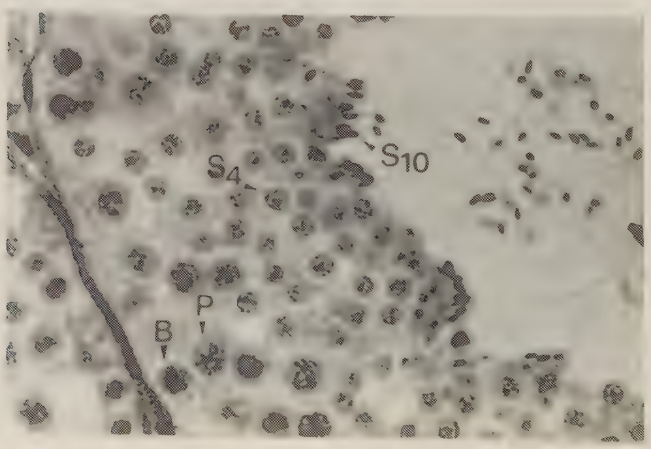


Vergrößerung: 580 x

Stadium der Kappenphase - Spermiationsstadium (IV)



Vergrößerung: 200 x



Vergrößerung: 580 x

Stadium der Kappenphase - Spermiationsstadium (IV)

Zellen: Sertolizellen
A- und B-Spermatogonien
Spermatozyten I (Pachytän)
Spermatiden (4) und (10)

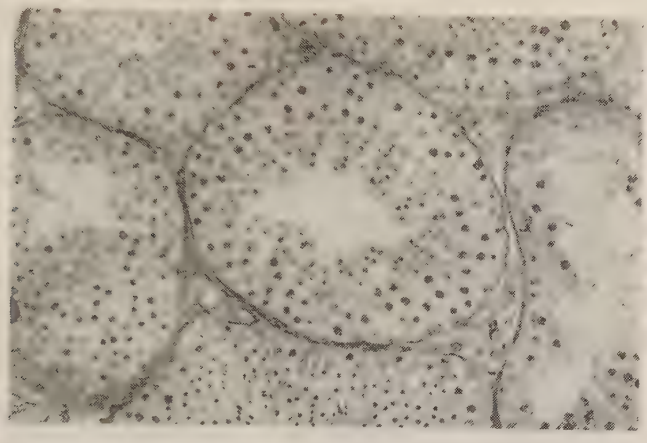
Zu Beginn dieses Stadiums säumen die reifen Spermatiden (10) den Rand des Tubuluslumens, am Ende dieses Stadiums liegen die Spermien frei im Lumen. Die jungen Spermatiden (4) haben ihre Kopfkappe ausgebildet, das akrosomale System bedeckt die Kernoberfläche zu einem Drittel.
Das Pachytänstadium der Spermatozyten I dauert an.
Bei den A-Spermatogonien läßt sich eine deutliche Abnahme verzeichnen. Sie liegen wie die B-Spermatogonien auf der Basalmembran. Ab und zu ist ein Spermatozyt I im Präleptotänstadium anzutreffen, der aus einer mitotischen Teilung einer B-Spermatogonie hervorgegangen ist. Er liegt dann noch zwischen den Spermatogonien in der Nähe der Basalmembran.

Stadium der Akrosomenphase - Postspermiationsstadium (V)

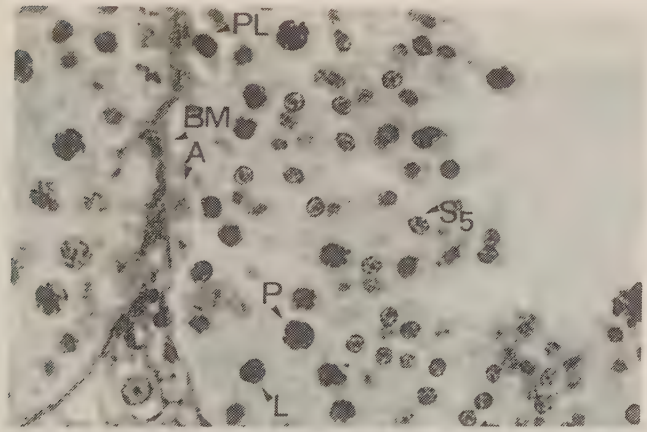
Zellen: Sertolizellen
A-Spermatogonien
Spermatozyten I (Präleptotän/Leptotän) und (Pachytän)
Spermatiden (5)

Das Postspermiationsstadium beginnt, wenn alle Spermien das Tubuluslumen verlassen haben. Die runden Spermatidenkerne (5) haben sich mit dem den vorderen Kernpol bedeckenden Akrosom der Basalmembran zugewendet. Sie umranden in diesem Stadium das Tubuluslumen in einer breiten Schicht.
Die 1.Reifeteilung der Spermatozyten I nimmt ihren Anfang: Mit dem Präleptotänstadium treten sie in die Meiosis ein. Die präleptotänen Spermatozyten I erscheinen in der von der Basalmembran aus gesehenen zweiten Keimzellschicht. Ab und zu sind auch schon leptotäne Spermatozyten I zu beobachten. Die älteren Spermatozyten I im Pachytän sind jetzt in die dritte Keimzellschicht aufgerückt.
Für dieses Zyklusstadium wie auch für die zwei folgenden ist es bezeichnend, daß zwei Generationen von Spermatozyten I auftreten.
A-Spermatogonien gibt es wenige, sie sind auffallend groß. Einige dieser Zellen lassen mitotische Teilungen erkennen.

Stadium der Akrosomenphase - Postspermiationsstadium (V)

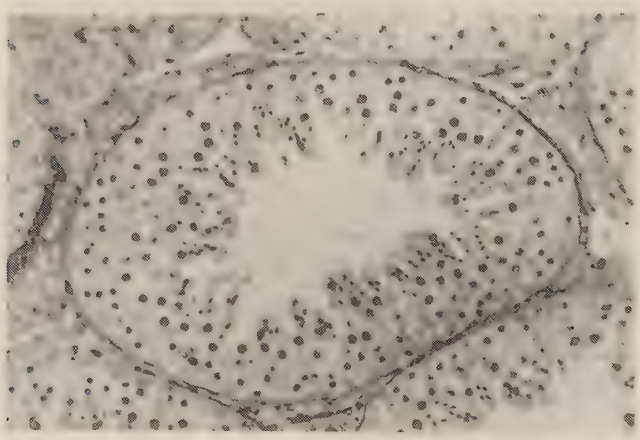


Vergrößerung: 200 x

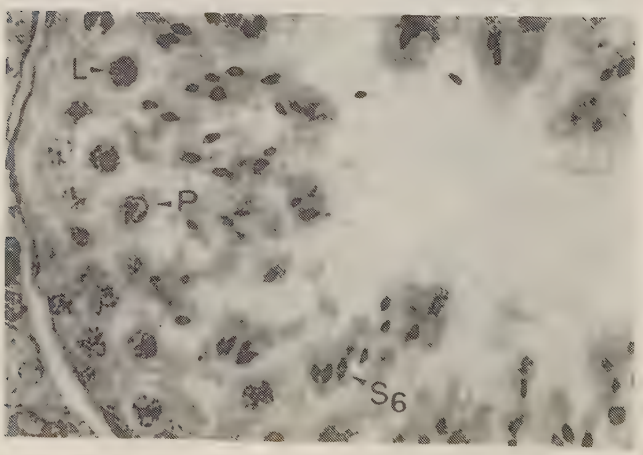


Vergrößerung: 580 x

Stadium der Spermatidenverlängerung (VI)



Vergrößerung: 200 x



Vergrößerung: 580 x

Stadium der Spermatidenverlängerung (VI)

Zellen: Sertolizellen
A-Spermatogonien
Spermatozyten I (Leptotän) und (Pachytän)
Spermatiden (6)

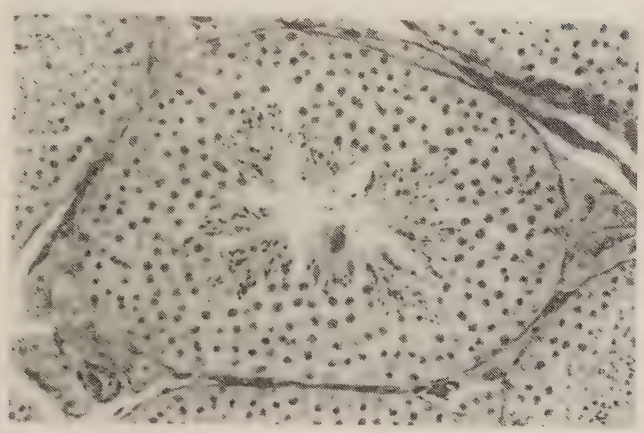
Das Stadium beginnt mit der Verlängerung der Spermatidenkerne (6). Sie nehmen eine ovale Gestalt an, das Akrosom an der Kernspitze erscheint zylinderförmig. Deutlich zu sehen ist ein großes Chromatinkörperchen in dem hellen Kernanteil.
Die Spermatozyten I zeigen sich in zwei Generationen: das Erscheinungsbild der Spermatozyten I im Pachytän hat sich verändert, die jüngeren Spermatozyten I sind ins Leptotän eingetreten, manche von ihnen können auch schon im Zygotänstadium sein. Verglichen mit dem vorherigen Zyklusstadium hat sich die Zahl der A-Spermatogonien annähernd verdoppelt. Auffällig ist, daß diese Zellen nun kleiner sind.

Stadium der Chromatinverdichtung (VII)

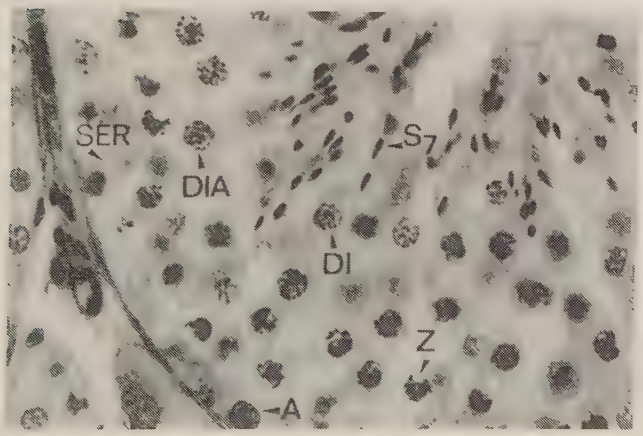
Zellen: Sertolizellen
A-Spermatogonien
Spermatoyzten I (Zygotän) und (Diplotän/Diakinese)
Spermatiden (7)

In diesem Zyklusstadium verlängern und verschmälern sich die Spermatidenkerne (7) auffallend, ihr Chromatin beginnt, sich zu verdichten. Teils liegen die Spermatiden einzeln, teils scheinen sie Gruppen zu bilden. Eindeutig sind sie in Kontakt mit den Sertolizellen getreten, in deren Zytoplasma sie eingebettet sind.
Die ältere Spermatozytengeneration ist im Diplotän- oder im Diakinesestadium anzutreffen. Die jüngeren Spermatozyten I zeigen sich in dem charakteristischen Zygotän.
Die Zahl der A-Spermatogonien in der ersten Keimzellschicht ist vermehrt.

Stadium der Chromatinverdichtung (VII)

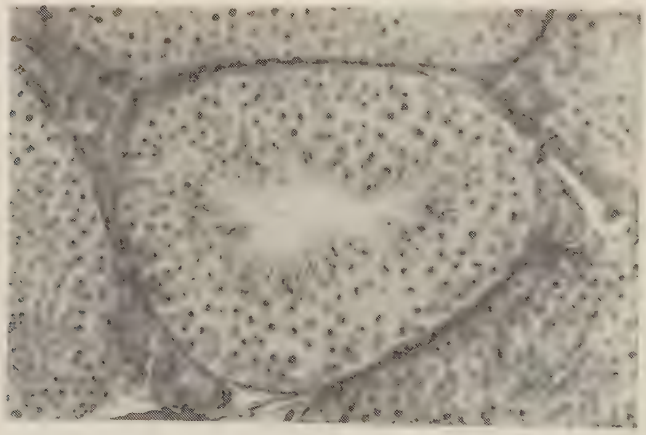


Vergrößerung: 200 x

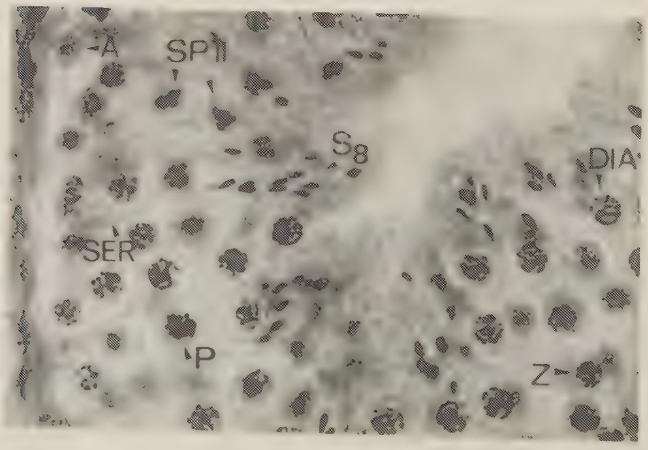


Vergrößerung: 580 x

Stadium der Gruppenbildung - Stadium der 2.Reifeteilung (VIII)



Vergrößerung: 200 x



Vergrößerung: 580 x

Stadium der Gruppenbildung - Stadium der 2.Reifeteilung (VIII)

Zellen: Sertolizellen
A-Spermatogonien
Spermatozyten I (Zygotän/Pachytän)
Spermatozyten II
Spermatiden (8)

Das Stadium der 2.Reifeteilung beginnt mit dem Auftreten der Spermatozyten II. Diese Zellen sind so kurzlebig, daß sie nur in diesem Zyklusstadium anzutreffen sind. Man erkennt sie an ihren auffälligen Mitosestadien während der 2.Reifeteilung. Möglicherweise sind noch einzelne Spermatozyten I in der Diakinese zu beobachten.
In der vierten Keimzellschicht, von der Basalmembran aus gesehen, präsentieren sich die Spermatiden (8) in ihrer nahezu endgültigen Gestalt. Sie liegen mit ihrem im Zytoplasma deutlich zu erkennenden Flagellum in Richtung des Tubuluslumens, nach wie vor in Vierergruppen im Zytoplasma der Sertolizellen.
Die zygotänen, manchmal schon ins Pachytän eingetretenen Spermatozyten I bilden unverändert die zweite Keimzellschicht.
Die A-Spermatogonien, die die Basalmembran säumen, erreichen ihre maximale Zahl in diesem Stadium.

5.2. Die relative Frequenz der Stadien im Samenepithelzyklus

Für jeden der 28 Kater wurden die Zyklusstadien nach einem in 4.3.1. beschriebenen Modus gezählt (Tab.4). Die einzelnen Stadien sind im Samenepithelzyklus des Katers in unterschiedlicher Häufigkeit vertreten (Tab.5).
Im Durchschnitt sind die Zyklusstadien prozentual wie folgt verteilt:

Tab. 3:

Stadium der neuen Spermatidengeneration (I)	8,93 ± 0,40
Stadium der Golgiphase (II)	11,97 ± 0,51
Stadium der Kappenphase (III)	7,84 ± 0,50
Spermiationsstadium (IV)	24,48 ± 1,02
Postspermiationsstadium (V)	19,22 ± 0,67
Stadium der Spermatidenverlängerung (VI)	12,41 ± 0,67
Stadium der Chromatinverdichtung (VII)	6,98 ± 0,50
Stadium der 2.Reifeteilung (VIII)	8,17 ± 0,45

Angaben in (%) mit Standardabweichung des Mittelwertes.

Um eine Aussage über die Häufigkeitsverteilung der Stadien machen zu können, wurde bei jedem Kater eine Rangverteilung vorgenommen, in dem Sinne, daß das am wenigsten vorkommende Stadium mit dem Wert 1 und das am häufigsten vorkommende Stadium mit dem Wert 8 besetzt wurde. Lagen zwei Stadien in der gleichen Häufigkeit vor, so wurde der Rang geteilt (Tab.6). Aus der Rangverteilung geht eindeutig hervor, daß mit wenigen Ausnahmen das Spermiationsstadium (IV) bei allen Katern die höchste Frequenz aufweist. Das Stadium mit der niedrigsten Frequenz ist das Stadium der Chromatinverdichtung (VII).
Es lassen sich bei der Betrachtung der Stadienverteilung Unterschiede zwischen den einzelnen Katern in dem Stadium der neuen Spermatidengeneration (I), dem Stadium der Golgiphase (II), dem Stadium der Kappenphase (III) und dem Stadium der 2.Reifeteilung (VIII) feststellen, sie erwiesen sich jedoch nicht als signifikant.

Für das Auftreten der Stadien insgesamt ergibt sich, beginnend mit der höchsten Frequenz, folgende Verteilung: Spermiationsstadium (IV), Postspermiationsstadium (V), Stadium der Spermatidenverlängerung (VI), Stadium der Golgiphase (II), Stadium der neuen Spermatidengeneration (I), Stadium der 2.Reifeteilung (VIII), Stadium der Kappenphase (III) und als letztes das Stadium der Chromatinverdichtung (VII).
Die Überprüfung der Stadienverteilung in den verschiedenen Altersgruppen (7-9 Mon./10-12 Mon./13-18 Mon./19-31 Mon.) läßt keine signifikanten Unterschiede erkennen (Tab.7).
Die relative Frequenz der Stadien im Samenepithelzyklus des Katers ist konstant.

Tab. 4: Die relative Frequenz der Stadien im Samenepithelzyklus des Katers (absolute Zahlen).

Kater Nr.	Alter (Mon.)	Anzahl d. Tubuli	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	10	145	14	15	10	32	26	21	10	17
2	14	172	10	16	13	29	35	33	24	12
3	8	381	16	26	18	111	118	58	24	10
4	8	163	24	18	19	47	22	12	10	11
5	11	162	10	20	8	22	30	31	25	16
7	24	149	10	16	16	43	20	20	12	12
8	8	168	15	15	10	39	30	25	14	20
9	7	199	18	31	18	45	38	26	10	13
10	12	147	15	18	11	31	28	18	10	16
11	12	158	10	16	13	27	37	21	19	15
12	12	171	19	30	16	28	30	24	10	14
14	8	183	22	18	10	45	28	27	11	22
15	9	183	18	24	24	48	29	14	10	16
16	24	226	21	37	38	50	38	19	10	13
17	31	244	19	33	20	54	52	28	10	28
19	8	172	17	17	10	42	41	20	12	13
20	24	213	18	22	14	66	48	23	10	12
21	24	187	19	32	10	51	31	16	10	18
22	12	165	12	18	10	42	35	27	10	11
23	18	165	17	19	11	44	32	19	13	10
24	24	181	17	24	15	42	34	20	10	19
25	18	149	13	12	12	53	29	10	10	10
26	9	162	16	21	10	31	30	27	11	16
27	9	186	19	26	14	51	30	26	10	10
28	9	168	17	19	12	47	32	15	10	14
29	9	198	14	23	10	69	44	15	12	11
31	9	138	12	22	11	26	25	23	10	10
33	18	162	13	17	14	47	35	14	10	12
Gesamtzahl: 28 Tiere		5097	445	605	397	1262	1007	632	347	403

Tab. 5: Die relative Frequenz der Stadien im Samenepithelzyklus des Katers (Prozentzahlen).

Kater Nr.	Alter (Mon.)	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	10	9,66	10,34	6,90	22,07	17,93	14,48	6,90	11,72
2	14	5,81	9,30	7,56	16,86	20,35	19,19	13,95	6,98
3	8	4,20	6,82	4,72	29,13	30,97	15,22	6,30	2,62
4	8	14,72	11,04	11,66	28,83	13,50	7,36	6,13	6,75
5	11	6,17	12,35	4,94	13,58	18,52	19,14	15,43	9,88
7	24	6,71	10,74	10,74	28,86	13,42	13,42	8,05	8,05
8	8	8,93	8,93	5,95	23,21	17,86	14,88	8,33	11,90
9	7	9,05	15,58	9,05	22,61	19.10	13,07	5,03	6,53
10	12	10,20	12,24	7,48	21,09	19,05	12,24	6,80	10,88
11	12	6,33	10,13	8,23	17,09	23,42	13,29	12,03	9,49
12	12	11,11	17,54	9,36	16,37	17,54	14,04	5,85	8,19
14	8	12,02	9,84	5,46	24,59	15,30	14,75	6,01	12,02
15	9	9,84	13,11	13,11	26,23	15,85	7,65	5,46	8.74
16	24	9,29	16,37	16,81	22,12	16,81	8,41	4,42	5,75
17	31	7,79	13,52	8,20	22,13	21,31	11,48	4,10	11,48
19	8	9,88	9,88	5,81	24,42	23,84	11,63	6,98	7,56
20	24	8,45	10,33	6,57	30,99	22,54	10,80	4,69	5,63
21	24	10,16	17,11	5,35	27,27	16,58	8,56	5,35	9,63
22	12	7,27	10,91	6,06	25,45	21,21	16,36	6,06	6,67
23	18	10,30	11,52	6,67	26,67	19,39	11,52	7,88	6,06
24	24	9,39	13,26	8,29	23,20	18,78	11,05	5,52	10,50
25	18	8,72	8,05	8,05	35,57	19,46	6,71	6,71	6,71
26	9	9,88	12,96	6,17	19,14	18,52	16,67	6,79	9,88
27	9	10,22	13,98	7,53	27,42	16,13	13,98	5,38	5,38
28	9	10,12	11,31	7,14	27,98	19,05	8,93	5,95	9,52
29	9	7,07	11,62	5,05	34,85	22,22	7,58	6,06	5,56
31	9	8,63	15,83	7,91	18,71	17,99	16,55	7,19	7,19
33	18	8,02	10,49	8,64	29,01	21,60	8,64	6,17	7,41
Mittelwerte:		8,93	11,97	7,84	24,48	19,22	12,41	6,98	8,17
Standardabweichung:		2,10	2,71	2,67	5,39	3,53	3,55	2,65	2,37
Stand.-abw. d. Mittelw.:		0,40	0,51	0,50	1,02	0,67	0,67	0,50	0,45

Tab. 6: Die relative Frequenz der Stadien im Samenepithelzyklus des Katers (Rangverteilung).

Kater Nr.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	3	4	1,5	8	7	6	1,5	5
2	1	4	3	6	8	7	5	2
3	2	5	3	7	8	6	4	1
4	7	4	5	8	6	3	1	2
5	2	4	1	5	7	8	6	3
7	1	4,5	4,5	8	6,5	6,5	2,5	2,5
8	3,5	3,5	1	8	7	6	2	5
9	3,5	6	3,5	8	7	5	1	2
10	3	5,5	2	8	7	5,5	1	4
11	1	4	2	7	8	6	5	3
12	4	7,5	3	6	7,5	5	1	2
14	4,5	3	1	8	7	6	2	4,5
15	4	5,5	5,5	8	7	2	1	3
16	4	5	6,5	8	6,5	3	1	2
17	2	6	3	8	7	4,5	1	4,5
19	4,5	4,5	1	8	7	6	2	3
20	4	5	3	8	7	6	1	2
21	5	7	1,5	8	6	3	1,5	4
22	4	5	1,5	8	7	6	1,5	3
23	4	5,5	2	8	7	5,5	3	1
24	3	6	2	8	7	5	1	4
25	6	4,5	4,5	8	7	2	2	2
26	3,5	5	1	8	7	6	2	3,5
27	4	5,5	3	8	7	5,5	1,5	1,5
28	5	6	2	8	7	3	1	4
29	4	6	1	8	7	5	3	2
31	4	5	3	8	7	6	1,5	1,5
33	3	6	4,5	8	7	4,5	1	2

Tab. 7: Die relative Frequenz der Stadien im Samenepithelzyklus des Katers (Rangverteilung in den verschiedenen Altersgruppen).

Altersgruppe: 7-9 Monate

Kater Nr.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
3	2	5	3	7	8	6	4	1
4	7	4	5	8	6	3	1	2
8	3,5	3,5	1	8	7	6	2	5
9	3,5	6	3,5	8	7	5	1	2
14	4,5	3	1	8	7	6	2	4,5
15	4	5,5	5,5	8	7	2	1	3
19	4,5	4,5	1	8	7	6	2	3
26	3,5	5	1	8	7	6	2	3,5
27	4	5,5	3	8	7	5,5	1,5	1,5
28	5	6	2	8	7	3	1	4
29	4	6	1	8	7	5	3	2
31	4	5	3	8	7	6	1,5	1,5

Altersgruppe: 10-12 Monate

Kater Nr.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	3	4	1,5	8	7	6	1,5	5
5	2	4	1	5	7	8	6	3
10	3	5,5	2	8	7	5,5	1	4
11	1	4	2	7	8	6	5	3
12	4	7,5	3	6	7,5	5	1	2
22	4	5	1,5	8	7	6	1,5	3

Fortsetzung von Tab.7:

Altersgruppe: 13-18 Monate

Kater Nr.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
2	1	4	3	6	8	7	5	2
23	4	5,5	2	8	7	5,5	3	1
25	6	4,5	4,5	8	7	2	2	2
33	3	6	4,5	8	7	4,5	1	2

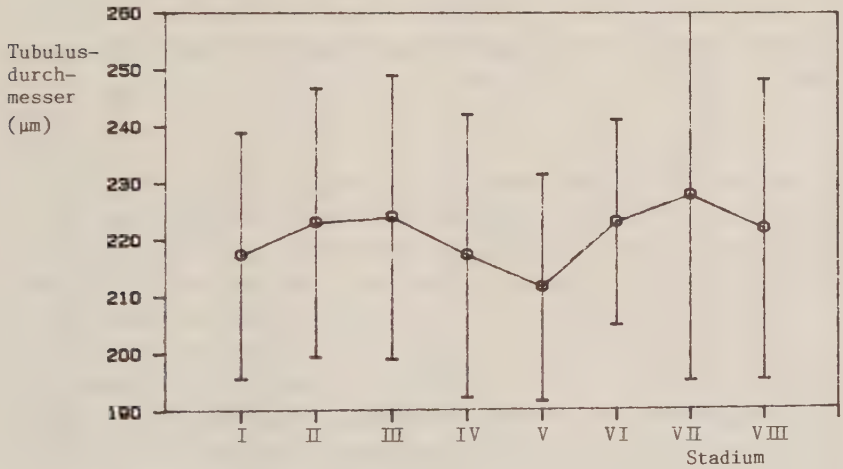
Altersgruppe: 19-31 Monate

Kater Nr.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
7	1	4,5	4,5	8	6,5	6,5	2,5	2,5
16	4	5	6,5	8	6,5	3	1	2
17	2	6	3	8	7	4,5	1	4,5
20	4	5	3	8	7	6	1	2
21	5	7	1,5	8	6	3	1,5	4
24	3	6	2	8	7	5	1	4

5.3. Der Durchmesser der Tubuli seminiferi

Die für den Vorversuch ausgewählten Kater waren im Alter von 7, 9 und 24 Monaten kastriert worden. Die Ausmessung der runden Tubulusdurchmesser in einem histologischen Hodenquerschnittsbild erfolgte für jedes Zyklusstadium. Alle Meßwerte wurden einer einfachen Varianzanalyse unterzogen. Es war kein Unterschied in den mittleren Tubulusdurchmessern der einzelnen Stadien feststellbar. Für Kater Nr. 24 (24 Mon.) wurden die Mittelwerte pro Zyklusstadium mit den Standardabweichungen graphisch dargestellt:

Abb. 3: Mittlere Tubulusdurchmesser der einzelnen Stadien (Kater Nr. 24).



Daraus ist eindeutig ersichtlich, daß aufgrund eines Tubulusdurchmessers n i c h t auf ein bestimmtes Stadium im Samenepithelzyklus geschlossen werden kann. Folglich ergeben sich im Ablauf eines Samenepithelzyklus des Katers keine Veränderungen im Durchmesser der Tubuli seminiferi.

Nach diesem Vorversuch wurden die Tubulusdurchmesser unabhängig von ihrem Zyklusstadium bestimmt. Der durchschnittliche Tubulusdurchmesser des Katers beträgt nach Messungen im histologischen Präparat 239 ± 28 µm.
Bei der Betrachtung der Tubulusdurchmesser in den verschiedenen Altersgruppen (7-9 Mon./10-12 Mon./13-18 Mon./19-31 Mon.) lassen sich keine Unterschiede feststellen (Tab.8).

Tab. 8: Mittelwerte der Tubulusdurchmesser in den verschiedenen Altersgruppen.

Altersgruppe 7-9 Mon.		Altersgruppe 10-12 Mon.		Altersgruppe 13-18 Mon.		Altersgruppe 19-31 Mon.	
Kater-Nr.	Mittelwert	Kater-Nr.	Mittelwert	Kater-Nr.	Mittelwert	Kater-Nr.	Mittelwert
3	255	1	252	2	245	7	275
4	255	5	224	23	214	16	252
8	253	10	257	25	208	17	246
9	272	11	253	33	225	20	208
14	230	12	242			21	243
15	237	22	233			24	234
19	249						
26	239						
27	227						
28	223						
29	210						
31	219						
Anzahl der Kater: 12		Anzahl der Kater: 6		Anzahl der Kater: 4		Anzahl der Kater: 6	
Mittelwert d. Gruppe: 239 µm		Mittelwert d. Gruppe: 244 µm		Mittelwert d. Gruppe: 223 µm		Mittelwert d. Gruppe: 243 µm	

6. DISKUSSION

Die Untersuchungen am Samenepithel bei verschiedenen Säugern haben in der Vergangenheit die Kenntnisse über die Spermatogenese begründet und erweitert. Wenn es dennoch schwierig ist, allgemeingültige Aussagen über den Samenepithelzyklus zu treffen und vergleichende Betrachtungen über die Verhältnisse bei Säugetieren und beim Menschen anzustellen, dann sind dafür zwei prinzipiell unterschiedliche Definitionen für die Einteilung des Samenepithelzyklus verantwortlich zu machen.
LEBLOND und CLERMONT (1952a) haben vorgeschlagen, die Entwicklung des akrosomalen Systems der Spermatiden als Kriterium für die Zyklusstadien zu wählen. Eine andere Möglichkeit besteht darin, die Kernmorphologie der Keimzellen und deren Topographie im Tubulusepithel einer Einteilung zugrunde zu legen, was zuerst von ROOSEN-RUNGE und GIESEL (1950) gemacht und später u.a. von ORTAVANT (1959) und SWIERSTRA (1968) übernommen wurde.

Die Untersuchungen der Tubuli seminiferi des Katers haben ergeben, daß auch bei dieser Spezies der Samenepithelzyklus in den Tubuli zu verfolgen und in Stadien einzuteilen ist. Es wäre nun zu entscheiden gewesen, nach welchem der beiden bisherigen Einteilungsschemata eine Auswertung der Ergebnisse vorgenommen werden sollte.
Beim Vergleich der beiden Methoden ist die unterschiedliche Anzahl der Zyklusstadien auffällig. Wird der Samenepithelzyklus aufgrund des Akrosomensystems der Spermatiden eingeteilt, so sind wesentlich mehr Stadien zu identifizieren als bei der Einteilung aufgrund der Kernmorphologie der Keimzellen. Das mag zu der Annahme führen, daß der erst genannte Einteilungsmodus die differenziertere Methode ist (BERNDSTON und DESJARDINS 1974). Weiterhin ist zu bemerken, daß innerhalb des Einteilungsschemas nach LEBLOND und CLERMONT (1952a) die Anzahl der Stadien bei den verschiedenen Tierarten variiert, und auch, je nach Autor, sich die Anzahl der Stadien bei der gleichen

untersuchten Spezies unterscheiden kann. So definierten LEBLOND und CLERMONT (1952b) für die Samenepithelzyklen der Nager 12-14 Stadien, BERCHTHOLD (1963) für den Bullen acht, BERNDSTON und DESJARDINS (1974) dagegen zwölf Zyklusstadien. Eine Sonderstellung nimmt KRAMER (1960) ein, der den Samenepithelzyklus des Bullen in zehn Stadien unterteilte, den Zyklusbeginn jedoch im Gegensatz zu den oben genannten Autoren nach der Beendigung der Spermiation festlegte. TIBA (1965) schloß sich prinzipiell der Zykluseinteilung KRAMERs in seiner quantitativen Untersuchung des Samenepithelzyklus beim Bullen an. Bei den Autoren, die den Samenepithelzyklus aufgrund der Kernmorphologie der Keimzellen und deren Topographie im Tubulusepithel einteilen, herrscht größere Übereinstimmung in der Anzahl der Zyklusstadien, sowohl bei den verschiedenen untersuchten Tierarten als auch innerhalb einer Spezies. Mit Ausnahme von IBACH et al. (1976), die den Samenepithelzyklus des Hundes mit zehn Stadien angeben, wird der Samenepithelzyklus von den anderen Autoren, die sich des oben genannten Systems bedienen, in acht Stadien unterteilt. Jedoch auch hier bestehen Unterschiede, die das Vorkommen und die Beschreibung der Zellen in den jeweiligen Zyklusstadien betreffen. Auch werden die Grenzen der einzelnen Zyklusstadien unterschiedlich gesehen. Der Grund hierfür muß in den tierartlichen Unterschieden und wohl auch darin gesehen werden, daß die Grenzen der Zyklusstadien willkürlich festgelegt werden.

Ein bedeutender Unterschied zwischen den beiden Einteilungsmethoden besteht darin, daß der Beginn des Zyklus verschieden festgelegt wird. Die Autoren LEBLOND und CLERMONT (1952a), BERCHTHOLD (1963) und BERNDSTON und DESJARDINS (1974), die die Einteilung aufgrund der Entwicklung des akrosomalen Systems der Spermatiden befürworten, definieren als Beginn des Zyklus das erstmalige Auftreten einer neuen Spermatidengeneration, die aus der 2.Reifeteilung der Spermatozyten II hervorgegangen ist. Gleichzeitig beginnen in diesem Anfangsstadium, sich die A-Spermatogonien in In-Spermatogonien zu teilen. Für alle diejenigen Autoren, die dem Samenepithelzyklus die Kernmorpholo-

gie der Keimzellen und deren Topographie im Tubulusepithel zugrunde legen, nimmt der Zyklus nach Beendigung der Spermiation und mit dem Beginn der Mitosen der differenzierten A-Spermatogonien seinen Anfang, d.h. der Beginn des Samenepithelzyklus ist in diesem Falle identisch mit dem Beginn der Spermatogenese.
Die unterschiedliche Definition des Zyklusbeginns hat eine Auswirkung auf die Nummerierung der Stadien. Stadium I, definiert nach LEBLOND und CLERMONT (1952a), ist nicht gleichzusetzen mit dem Stadium 1, das z.B. von SWIERSTRA (1968) beschrieben wird, sondern es würde nach SWIERSTRAs Einteilung eher dem Stadium 5 entsprechen. Doch Stadien als sich einander entsprechende Zyklusstadien in Samenepithelzyklen mit unterschiedlichem Einteilungsmodus zu betrachten, wird von mir kritisch gesehen. Bei einem Samenepithelzyklus mit einer hohen Anzahl an Stadien wäre man gezwungen, einzelne Stadien zusammenzufassen, um sie mit einem Stadium in einem Zyklus mit der anderen Einteilungssystematik vergleichen zu können. Es gibt zwar in einem Samenepithelzyklus solche typischen Stadien, die sich bei verschiedenem Einteilungsmodus entsprechen, es existieren jedoch auch solche, bei denen keine exakte Übereinstimmung aufgrund der Zellpopulation und ihrer Topographie möglich ist.

Wegen dieser Diskrepanzen wurde die Aufmerksamkeit vielmehr darauf gerichtet, eine Ordnung zu definieren, die vergleichbare Aussagen ermöglicht, als daß die bereits bestehenden Einteilungsschemata um ein weiteres Modell vermehrt werden sollten. Wenn das Ergebnis ebenfalls acht Zyklusstadien aufweist, wie es in der Literatur für andere Tierarten angegeben wird, so ist das eher eine zufällige Übereinstimmung, denn es wurden bewußt und aus den oben angeführten Gründen nicht die bisherigen Definitionen zugrunde gelegt. Vielmehr wurde bei der Einteilung Wert auf eine praktikable Methode gelegt, die die Übertragung der Kriterien auf den Samenepithelzyklus anderer Tierarten ermöglicht und somit einen besseren Vergleich zulassen könnte. Es werden statt der bisher üblichen Nummerie-

rung der Stadien Namen oder Begriffe vorgeschlagen.

Ein Zyklusstadium ist nicht nur als ein statischer Begriff zu verstehen, sondern auch als ein dynamischer Prozeß zu sehen. Innerhalb eines Stadiums geschehen Wachstumsprozesse, Zellteilungen, Zellen wandern, und sie gruppieren sich. Kein Stadium kann abrupt beendet sein, sondern es gibt fließende Übergänge in das nächste Zyklusstadium, genauso wie ein Samenepithelzyklus im Ablauf der Spermatogenese in den nächsten Samenepithelzyklus eintritt. Trotzdem besitzt ein Stadium im Samenepithelzyklus nicht nur eine Orientierungsfunktion,sondern es ist möglich, durch eine Anzahl von Kriterien ein Stadium zu definieren und zu begrenzen. Es wird vorgeschlagen, die Kriterien beider bisheriger Einteilungssysteme zusammmenzufassen. Das ergibt die erstrebte, praktikable Methode, den Samenepithelzyklus allgemein zu charakterisieren und vergleichende Betrachtungen zu ermöglichen.

Im allgemeinen ist beim Kater, wie bei anderen Tierarten auch, das einheitliche Bild eines Zyklusstadiums in einem Tubulusquerschnitt anzutreffen. In seltenen Fällen erscheinen jedoch auch zwei Stadien nebeneinander. Die Tubuli seminiferi des Katers sind offensichtlich nicht so stark gewunden und geschlängelt wie z.B. bei der Ratte, was im mikroskopischen Bild neben Querschnitten auch Schrägschnitte und sogar Längsschnitte der Tubuli seminiferi ergibt, während bei der Ratte nahezu ausschließlich Querschnitte vorliegen. Die schräg angeschnittenen Tubuli seminiferi des Katers enthalten manchmal zwei Zyklusstadien gleichzeitig. Diese Tatsache ist damit zu erklären, daß der Tubulus gerade an der Grenze zweier Stadien getroffen wurde. Auch kann es vorkommen, daß in einem Tubulusquerschnitt zwei Zyklusstadien zu finden sind. Hier liegt die Erklärung darin, daß die Grenze zwischen zwei Stadien in einem Tubulus nicht exakt zirkulär verläuft, sondern sich zwei Stadien ineinanderschieben können. Es sind allerdings immer im Samenepi-

thelzyklus aufeinanderfolgende Stadien, die gemeinsam in einem Tubulusquer- bzw. Tubulusschrägschnitt anzutreffen sind.

Die Anzahl der Stadien im Samenepithelzyklus des Katers ergibt sich daraus, daß acht verschiedene typische Zellgemeinschaften, die jeweils mit einem Schritt in der Spermiogenese charakterisiert wurden, vorkommen. LEPLAT (1910) hatte bei seinen Untersuchungen die Spermiogenese des Katers in 21 Schritte eingeteilt. Bei meinen lichtmikroskopischen Untersuchungen über die Spermatidentransformation konnte diese hohe Anzahl von 21 Schritten nicht nachvollzogen werden. Wie KRAMER (1960) und TIBA (1965) bei der Betrachtung der Spermatidenentwicklung des Bullen bemerkten, konnte ich beim Kater feststellen, daß manche Phasen in der Entwicklung des akrosomalen Systems so kurz sein müssen, daß sie nebeneinander, assoziiert mit derselben Zellgemeinschaft, im Tubulusquerschnitt erscheinen. Manche Entwicklungsstadien der Spermatiden sind so wenig auffallend, daß sie im Hinblick auf eine Einteilung des Samenepithelzyklus hier nicht als einzelne Schritte aufgeführt werden sollen. Auch die einzelnen Schritte der Spermiogenese werden nicht als ein exakt begrenzter Zustand, sondern vielmehr als ein Prozeß angesehen, der eine gewisse Zeit dauert und in dem morphologische Veränderungen an Zellen stattfinden. Nur solche Entwicklungsphasen der Spermiogenese sollen hier als Schritte benannt werden, die mit einer charakteristischen, sich von den anderen unterscheidenden Zellgemeinschaft verbunden werden können.

Schon bei geringer mikroskopischer Vergrößerung kann das Zellbild eines Tubulusquerschnitts in die nach meiner Einteilung erste bzw. zweite Hälfte des Samenepithelzyklus eingeordnet werden. In der ersten Hälfte des Zyklus sind immer zwei Generationen von Spermatiden und eine Generation von Spermatozyten vorhanden, während man in der zweiten Zyklushälfte eine Generation von Spermatiden und zwei Generationen von Spermatozyten findet (s.Abb.2, S.33).
Im Samenepithelzyklus existieren drei so typische Zellbilder,

daß sie auch für einen ungeübten Untersucher leicht erkennbar sein dürften. Es ist zum einen das Spermiationsstadium (IV), das durch die reifen Spermatiden charakterisiert wird, die zu Beginn des Stadiums, dicht an dicht, das Tubuluslumen säumen und gegen Ende des Stadiums als Spermien frei im Lumen liegen und es verlassen. Zum zweiten handelt es sich um das Postspermiationsstadium (V), welches nur eine Generation runder Spermatiden enthält, die in einer auffällig breiten Schicht das enge Tubuluslumen umgeben. Als drittes typisches Zellbild fällt das Stadium der 2.Reifeteilung (VIII) mit den Mitosestadien der Spermatozyten II sofort ins Auge (s.Abb.S.40,43,48). Bei diesen drei Stadien kann auf die Einbeziehung der Entwicklung des akrosomalen Systems in den Spermatiden verzichtet werden. Allein durch das Vorkommen und die Lage bestimmter Zellen lassen sich diese Stadien identifizieren. Was allerdings die übrigen Stadien betrifft, ist es schwierig, aufgrund der Kernmorphologie der Keimzellen und deren Topographie im Tubulusepithel einzelne Stadien zu definieren.
Das Stadium der neuen Spermatidengeneration (I) und das Stadium der Golgiphase (II) enthalten die gleichen Zellen. Im Stadium der Golgiphase (II) sind die älteren Spermatiden (9) schon weiter in Richtung des Tubuluslumens gewandert als im Stadium der neuen Spermatidengeneration (I). Nur der geübte Untersucher vermag diese geringfügige Lageveränderung der Spermatiden im histologischen Querschnittspräparat an nebeneinanderliegenden Zyklusstadien zu erkennen. Ein sicheres Unterscheidungsmerkmal dieser beiden Stadien bietet die Entwicklung im akrosomalen System der jungen Spermatiden. Im Stadium der neuen Spermatidengeneration (I) sind die Spermatidenkerne vollkommen rund mit einer homogenen Chromatinstruktur, während sie im Stadium der Golgiphase (II) Chromatingranula und eine deutliche Kernmembran aufweisen. Teilweise besitzen sie ein erkennbares, PAS-positives akrosomales Granulum in der Golgizone (s.Abb.S.35,36).
Das Stadium der Kappenphase (III) ist an den hier erstmals erscheinenden B-Spermatogonien nicht immer einfach zu erkennen, auch die Vorwärtsbewegung der älteren Spermatiden (10) ist

nicht auszumachen, wenn nicht die vorangehenden Stadien im histologischen Präparat in unmittelbarer Nähe liegen. Ein gutes Charakteristikum ist die Ausbreitung des akrosomalen Granulums über den vorderen Kernpol der Spermatidenkerne (3), die an dieser Stelle als zusätzliches Merkmal abgeflacht erscheinen (s.Abb.S.39).
Im Stadium der Spermatidenverlängerung (VI) und dem der Chromatinverdichtung (VII) variiert die Zellzusammensetzung bezüglich der Spermatozyten I auffällig. Im Stadium der Spermatidenverlängerung (VI) bilden zwar die jüngeren Spermatozyten I im Leptotän und die älteren Spermatozyten I im Pachytän die Mehrzahl, es können jedoch sowohl einige der leptotänen als auch einige der pachytänen Spermatozyten ins Zygotän- bzw. ins Diplotän- oder ins Diakinesestadium eingetreten sein.
Im Stadium der Chromatinverdichtung (VII) besteht die Mehrzahl der Spermatozyten I aus solchen im Zygotän- und Diplotän- oder Diakinesestadium. Einige wenige können sich allerdings noch in den vorangehenden Prophasestadien befinden. Die aufgeführten Spermatozyten sind also gemeinsam, wenn auch in unterschiedlichen Mehrheitsverhältnissen, sowohl im Stadium der Spermatidenverlängerung (VI) als auch im Stadium der Chromatinverdichtung (VII) zu finden. Aufschluß über die Identität des Stadiums gibt zwar auch die Kernmorphologie der Spermatiden, die im Stadium der Spermatidenverlängerung (VI) ihre Elongation beginnen und im Stadium der Chromatinverdichtung (VII) deutlich länger und schmäler geworden sind, doch erscheint mir eine Unterscheidung aufgrund dieser Kriterien wieder nur an nebeneinanderliegenden Stadien möglich zu sein. Die Differenzierung zwischen beiden Stadien ergibt sich aus der Akrosomenentwicklung der Spermatiden. Im Stadium der Spermatidenverlängerung (VI) liegt das Akrosom zylinderförmig an der Spermatidenkernspitze, der Kern erscheint hell mit einem deutlichen Chromatinkörperchen in der Mitte. Im Stadium der Chromatinverdichtung (VII) breitet sich das Akrosom über den dorsalen Kernabschnitt aus, und das Chromatin verdichtet sich im gesamten Kern, so daß er deutlich dunkel erscheint (s.Abb. S.44,47).

Der Zyklusbeginn wird von mir in Übereinstimmung mit LEBLOND und CLERMONT (1952a) mit dem Auftreten der neuen Spermatidengeneration festgelegt, das Ende des Samenepithelzyklus wird durch das Stadium der 2.Reifeteilung (VIII) angezeigt. Der Beginn des Samenepithelzyklus fällt nicht mit dem Anfang der Spermatogenese zusammen, die durch die Mitosen der differenzierten A-Spermatogonien eingeleitet wird. Nach der vorliegenden Einteilung nimmt die Spermatogenese mit dem Postspermiationsstadium (V) ihren Anfang. Die A-Spermatogonien bereiten durch ihre hohe Teilungsrate in den darauffolgenden Zyklusstadien den Beginn eines neuen Samenepithelzyklus vor, der mit dem Stadium der neuen Spermatidengeneration (I) gleichzeitig die Teilung der A-Spermatogonien in In-Spermatogonien induziert.

Es wird im folgenden empfohlen, die bisher mit Nummern belegten Stadien im Samenepithelzyklus mit einer beschreibenden Bezeichnung oder mit Namen zu benennen. Da die Schritte in der Spermatidentransformation mit ihrer dazugehörigen Zellgemeinschaft die Stadien im Samenepithelzyklus charakterisieren, sollte sich die Bezeichnung der Stadien an die Spermatidenentwicklung anlehnen. Zusätzlich erfolgt eine Bezifferung der Stadien analog der Nomenklatur von LEBLOND und CLERMONT (1952a). Keinesfalls stimmen diese angegebenen Nummern der Stadien mit denen anderer Autoren überein. Sie sollen allein eine Orientierungsfunktion darstellen.

Stadium der neuen Spermatidengeneration (I)

Stadium der Golgiphase (II)

Stadium der Kappenphase (III)

Stadium der Kappenphase - Spermiationsstadium (IV)

Stadium der Akrosomenphase - Postspermiationsstadium (V)

Stadium der Spermatidenverlängerung (VI)

Stadium der Chromatinverdichtung (VII)

Stadium der Gruppenbildung - Stadium der 2.Reifeteilung (VIII)

Die Auswertung der Häufigkeitsverteilung der Stadien im Samenepithelzyklus hatte zum Ergebnis, daß die relative Frequenz der Zyklusstadien beim Kater konstant ist. Diese Aussage stimmt mit den Untersuchungen bei anderen Tierarten überein (LEBLOND und CLERMONT 1952b, ORTAVANT 1959, AMANN 1962a, HOCHEREAU 1963a, FOOTE et al. 1972). Auch ist die relative Frequenz einzelner Zyklusstadien bei geschlechtsreifen Katern nicht altersabhängig. Dies ergab die Überprüfung der Häufigkeitsverteilung in den verschiedenen Altersgruppen. Die Beobachtung von ROOSEN-RUNGE und GIESEL (1950) und von KRAMER (1960), daß die Frequenz der Stadien zwischen den Individuen großen Schwankungen unterliegt, konnte von mir nicht bestätigt werden.

Ob sich die relative Frequenz der acht Stadien im Samenepithelzyklus des Katers von der anderer Spezies unterscheidet, vermag ich nicht mit Sicherheit zu behaupten. Ein Vergleich mit anderen Tierarten wird durch die unterschiedliche Einteilungsmethodik des Samenepithelzyklus erschwert. Untersuchungen über den Bullen von ORTAVANT (1959), AMANN (1962a) und HOCHEREAU (1963 b), die sich derselben Zykluseinteilung bedienen, ergeben weitgehende Übereinstimmungen in der Häufigkeitsverteilung der Stadien. Der Versuch, die Angaben von KRAMER (1960) und BERNDSTON und DESJARDINS (1974), die den Samenepithelzyklus des Bullen aufgrund des Akrosomensystems einteilen, durch Zusammenfassen der Stadien und entsprechende Zuordnung mit den Ergebnissen der oben genannten Autoren zu vergleichen, läßt deutlich Unvereinbarkeiten erkennen (Tab.9).

Tab. 9: Die relative Frequenz (%) der Zyklusstadien () beim Bullen.

Ortavant (1959)	27,5 (1)	13,9 (2)	20,8 (3)	11,6 (4)	2,0 (5)	6,4 (6)	7,4 (7)	10,5 (8)
Kramer (1960)	25,7 (14)	5,3 (15)	9,0 (16)	19,9 (5)	10,9 (6/7)	11,7 (8/9)	12,7 (10/11/12)	4,5 (13)
Amann (1962a)	30,3 (1)	16,1 (2)	17,0 (3)	10,4 (4)	1,6 (5)	6,3 (6)	7,5 (7)	10,8 (8)
Hochereau (1963)	30,8 (1)	9,1 (2)	20,1 (3)	12,8 (4)	1,6 (5)	5,9 (6)	8,1 (7)	11,6 (8)
Berndston, Desjardins (1974)	17,8 (VIII)	18,2 (IX/X)	17,4 (XI)	0,6 (XII)	11,0 (I/II)	12,9 (III/VI)	2,5 (V)	19,6 (VI)

Die Zyklusstadien von BERNDSTON und DESJARDINS (1974) und von KRAMER (1960) sind zu acht Stadien zusammengefaßt. Alle Stadien sind aufgrund ihrer Beschreibung entsprechend zugeordnet.

Werden die Ergebnisse der Autorengruppe um SWIERSTRA betrachtet, die die relativen Frequenzen in den Samenepithelzyklen beim Kaninchen, Hund, Eber und Pferd untersucht haben, so kommt man allerdings zu einer guten Vergleichsmöglichkeit und damit zu dem Ergebnis, daß die relative Dauer eines Zyklusstadiums ein charakteristisches Merkmal einer Tierart ist (FOOTE, SWIERSTRA, HUNT 1972).

Tab. 10: Angaben der relativen Frequenz (%) bei verschiedenen Tierarten.

Autor	Tier-art	Zyklusstadien 1	2	3	4	5	6	7	8
Foote, Swierstra, Hunt (1972)	Hd.	21,9	12,7	2,8	11,5	8,3	15,4	13,3	14,0
Swierstra (1968)	Sw.	10,8	14,4	3,5	11,6	8,9	20,3	18,5	12,0
Swierstra et al. (1974)	Pfd.	16,9	14,9	3,2	15,8	7,4	13,5	12,6	15,7
Swierstra, Foote (1963)	Kan.	27,7	13,4	7,3	11,0	4,1	15,7	12,2	8,6

Die Zykluseinteilung erfolgte aufgrund der Kernmorphologie der Keimzellen und deren Topographie im Tubulusepithel.

Die Betrachtungen über die relative Frequenz der Zyklusstadien unterstreicht noch einmal die Wichtigkeit einer einheitlichen Einteilung des Samenepithelzyklus, die eine exakte Vergleichsmöglichkeit für alle Spezies ermöglichen würde.

Im Widerspruch zu WING und CHRISTENSEN (1982), die bei der Ratte eine Abhängigkeit des Tubulusdurchmessers von dem jeweiligen Zyklusstadium feststellten, steht das Ergebnis meiner Untersuchungen des Tubulusdurchmessers beim Kater. Wie auch FOOTE et al. (1972) beim Hund, konnte ich beim Kater keine nennenswerten Schwankungen des Tubulusdurchmessers im Ver-

lauf des Samenepithelzyklus erkennen. Ebensowenig gibt es bei geschlechtsreifen Katern eine altersabhängige Änderung des Tubulusdurchmessers.

7. ZUSAMMENFASSUNG

An histologischen Hodenquerschnittspräparaten von 33 geschlechtsreifen Katern wurde das Samenepithel untersucht. Der Samenepithelzyklus des Katers wird in acht Stadien eingeteilt. Als Kriterium der Einteilung dienen die Schritte in der Transformation der Spermatiden, insbesondere die Entwicklung des akrosomalen Systems, und die durch jeden Schritt charakterisierte,typische Zellgemeinschaft. Der Samenepithelzyklus beginnt mit dem Stadium der neuen Spermatidengeneration (I) und endet mit dem Stadium der 2.Reifeteilung (VIII), in dem auch die Spermatidenkerne ihre endgültige Gestalt angenommen haben. Es werden für die Zyklusstadien statt der bisher üblichen Nummerierung Namen vorgeschlagen:
Stadium der neuen Spermatidengeneration (I)
Stadium der Golgiphase (II)
Stadium der Kappenphase (III)
Stadium der Kappenphase - Spermiationsstadium (IV)
Stadium der Akrosomenphase - Postspermiationsphase (V)
Stadium der Spermatidenverlängerung (VI)
Stadium der Chromatinverdichtung (VII)
Stadium der Gruppenbildung - Stadium der 2.Reifeteilung (VIII)

Die Auswertung der relativen Stadienfrequenz erbrachte das Ergebnis, daß die Häufigkeitsverteilung der Stadien im Samenepithelzyklus des Katers konstant ist. Die Stadien sind in der Reihenfolge, beginnend mit dem Stadium der neuen Spermatidengeneration (I) wie folgt vertreten: 8,93 / 11,97 / 7,84 / 24,48 / 19,22 / 12,41 / 6,98 / 8,17 %.

Der mittlere Durchmesser eines Tubulus seminiferus des Katers wurde im histologischen Querschnittspräparat mit 239 $\pm$ 28 µm gemessen.

Die Ergebnisse werden im Hinblick auf bestehende Einteilungen des Samenepithelzyklus diskutiert. Die für den Kater vorgeschlagenen Stadien sind so definiert, daß sie die Grundlage für eine einheitliche, vergleichende Betrachtung sein können.

8. SUMMARY

The seminiferous epithelium of 33 male cats was investigated in histological cross sections of the testis. The cycle of the seminiferous epithelium of the cat can be devided into eight stages. The criteria for the classifications are the steps of the spermatid transformation, specially the development of the acrosomic system, and the typical cell association which is characterised by each of these steps. The cycle of the seminiferous epithelium starts with the Stage of the New Spermatid Generation (I), and it ends with the Stage of the 2nd Maturation Division (VIII), in which the spermatid nuclei assume their definite shape. Instead of the usual numbers names are proposed for the stages of the cycle:

Stage of the New Spermatid Generation (I)
Stage of the Golgi Phase (II)
Stage of the Cap Phase (III)
Stage of the Cap Phase - Spermiation Stage (IV)
Stage of the Acrosome Phase - Postspermiation Stage (V)
Stage of Spermatid Elongation (VI)
Stage of Chromatin Condensing (VII)
Stage of Group Formation - Stage of the 2nd Maturation Division (VIII)

The evaluation of the relative frequency proves the constancy of the stages of the cat's seminiferous epithelial cycle. Beginning with the Stage of the New Spermatid Generation (I) the stages are represented subsequently: 8,93 / 11,97 / 7,84 / 24,48 / 19,22 / 12,41 / 6,98 / 8,17 %.

The average diamater of a cat's seminiferous tubule has been measured in a histological cross section as 239 $\pm$ 28 µm.

The results will be discussed with regards to common classifications. The stages proposed for the cat are defined in such a way that they may be well become a basis for a standard, comparable consideration.

9. LITERATURVERZEICHNIS

AMANN, R.P. (1962a):
Reproductive capacity of dairy bulls.
III. The effect of ejaculation frequency, unilateral vasectomy and age on spermatogenesis.
Am. J. Anat. 110, 49-68

AMANN, R.P. (1962b):
Reproductive capacity of dairy bulls.
IV. Spermatogenesis and testicular germ cell degeneration.
Am. J. Anat. 110, 69-78

BENDA, C. (1887):
Untersuchungen über den Bau des funktionierenden Hodenkanälchens einiger Säugethiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbelthierklasse.
Arch. Mikrosk. Anat. 30, 49-110

BERNDSTON, W.E., and C. DESJARDINS (1974):
The cycle of the seminiferous epithelium and spermatogenesis in the bovine testis.
Am. J. Anat. 140, 167-180

BERCHTHOLD, M. (1963):
Spermiogenese.
in: Die künstliche Besamung bei den Haussäugetieren.
F. Schaetz (Hrsg.)
Verlag Fischer, Jena, S. 22-29

BIONDA, B. (1885):
Die Entwicklung der Spermatozoiden.
Arch. Mikrosk. Anat. 25, 594-620

CLERMONT, Y. (1951):
Formation of the acrosome and head cap of spermatozoa in mammals as shown by the periodic acid-fuchsine sulfurous acid reaction.
Anat. Rec. (Suppl.) 109, 281

CLERMONT, Y. (1963):
The cycle of the seminiferous epithelium in man.
Am. J. Anat. 112, 35-51

CLERMONT, Y., and C.P.LEBLOND (1955):
Spermiogenesis of man, monkey, ram and other mammals as shown by the "Periodic Acid-Schiff" technique.
Am. J. Anat. 96, 229-254

CLERMONT, Y., C.P.LEBLOND et B. MESSIER (1959):
Dureé du cycle de l'épithelium séminal du rat.
Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp. 48, 37-56

COUROT, M., M.T. HOCHEREAU-DE REVIERS and R. ORTAVANT (1970):
Spermatogenesis.
in: The testis, Vol.I.
ed. by A.D. Johnson, W.R. Gomes and N.L. Vandemark.
Acad. Press, NY., S. 339-432

CURTIS, G.M.(1918):
The morphology of the mammalian seminiferous tubule.
Am. J. Anat. 24, 339-394

DYM, M., and D.H. FAWCETT (1971):
Further observations on the numbers of spermatogonia, spermatocytes, and spermatids connected by intercellular bridges in the mammalian testis.
Biol. Reprod. 4, 195-215

EBNER, V.v. (1888):
Zur Spermatogenese bei den Säugethieren.
Arch. Mikrosk. Anat. 31, 236-292

ELLENBERGER, W. (1911):
Handbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere.
Bd.2
Verlag Parey, Berlin

FOOTE, R.H., E.E. SWIERSTRA and W.L. HUNT (1972):
Spermatogenesis in the dog.
Anat. Rec. 173, 341-351

HELLER, C.G., and Y. CLERMONT (1964):
Kinetics of the germinal epithelium in man.
Recent progr. Hormone Res. 20, 545-575

HOCHEREAU, M.T. (1963a):
Etude comparée de la vague spermatogénétique chez le taureau et chez le rat.
Ann. Bio. Anim. Biochim. Biophys. 3, 5-20

HOCHEREAU, M.T. (1963b):
Constance de fréquences relatives des stades du cycle de l'épithelium séminifère chez le taureau et chez le rat.
Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys. 3, 93-102

HOCHEREAU, M.T., M. COUROT et R. ORTAVANT (1964):
Marquage des cellules germiniales du belier et du taureau per injection de thymidine tritiée dans l'artére spermatique.
Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys. 2, 157-161

IBACH, B., L. WEISSBACH and B. HILSCHER (1976):
Stages of the cycle of the seminiferous epithelium in the dog.
Andrologia 8, 297-307

JOHNSON, L. R.P. AMANN and B.W. PICKETT (1978):
Scanning electron and light microscopy of the equine seminiferous tubule.
Fert. Steril. 29, 208-215

KRAMER, M.F. (1960):
Spermatogenesis bij de stier.
Utrecht, Faculteit der Diergeneeskunde, Diss.

LEBLOND, C.P.,and Y. CLERMONT (1952a):
Definitions of the cycle of the seminiferous epithelium in the rat.
Ann. N.Y. Acad. Sci. 55, 548-573

LEBLOND, C.P., and Y. CLERMONT (1952b):
Spermiogenesis of rat, mouse, hamster and guinea pig as reveales by "Periodic Acid-Fuchsin Sulfurous Acid" technique.
Am. J. Anat. 90, 167-215

LEIDL, W. (1968):
Steuerung und Beeinflussung der Samenbildungsprozesse.
Z. Tierz. Züchtungsbiol. 84, 273-289

LEIDL, W., and B. WASCHKE (1970):
Comparative aspects of the kinetics of spermiogenesis.
Fortschritte der Andrologie 1, 21-24

LEPLAT, G. (1910):
La spermiogénèse chez le chat.
Arch. Biol. 25, 401-426

MITTENECKER, E. (1979):
Planung und statistische Auswertung von Experimenten, 9. Aufl.
Verlag Deuticke, Wien

ORTAVANT, R. (1959):
Spermatogenesis and morphology of the spermatozoon.
in: Reproduction in domestic animals, Vol. II.
ed. by H.H. Cole and P.T. Cupps.
Acad. Press, N.Y., S. 1-50

ORTAVANT, R., M. COUROT and M.T. HOCHEREAU-DE REVIERS (1977):
Spermatogenesis in domestic mammals.
in: Reproduction in domestic animals, 3rd ed.
ed. by H.H. Cole and P.T. Cupps.
Acad. Press. N.Y., S. 203-219

PEREY, B., Y. CLERMONT and C.P. LEBLOND (1961):
The wave of the seminiferous epithelium in the rat.
Am. J. Anat. 108, 47-77

REGAUD, C. (1901):
Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les mammifières.
Arch. Anat. Microsc. 4, 101-155

ROMEIS, B. (1968):
Mikroskopische Technik, 16. Aufl.
Verlag Oldenbourg, München

ROOSEN-RUNGE, E.C., and L.O. GIESEL jr. (1950):
Quantitative studies on spermatogenesis in the albino rat.
Am. J. Anat. 87, 1-30

SWIERSTRA, E.E. (1968):
Cytology and duration of the cycle of the seminiferous epithelium of the boar.
Anat. Rec. 161, 171-185

SWIERSTRA, E.E., and R.H. FOOTE (1963):
Cytology and kinetics of the spermatogenesis in the rabbit.
J. Reprod. Fertil. 5, 309-322

SWIERSTRA, E.E., and R.H. FOOTE (1965):
Duration of the spermatogenesis and spermatozoan transport in the rabbit based on cytological changes, DNA synthesis and labelling with tritiated thymidin.
Am. J. Anat. 116, 401-410

SWIERSTRA, E.E., M.R. GEBAUER and B.W. PICKETT (1974):
Reproductive physiology of the stallion.
I. Spermatogenesis and testis composition.
J. Reprod. Fertil. 40, 113-123

SWIERSTRA, E.E., B.W. PICKETT and M.R. GEBAUER (1975):
Spermatogenesis and duration of the transit of spermatozoa through the excurrent ducts of stallions.
J. Redrod. Fertil. (Suppl.) 23, 53-57

TIBA, T. (1965):
Methodologisch orientierte quantitative Untersuchung der Spermatogenese beim Bullen.
Jap. J. Vet. Res. (Suppl.2.) 13, 1-127

WASCHKE, B. (1971):
Vergleichende Untersuchungen der Spermatogenese beim Mann, Bullen, Eber und Schafbock.
München, Univ., tierärztl. Fak., Diss.

WING, T.Y., and A.K. CHRISTENSEN (1982):
Morphometric studies on the rat seminiferous tubules.
Am. J. Anat. 165, 13-25

WISLOCKI, G.B. (1950):
Cytochemical reactions of human spermatozoa and seminal plasma.
Aant. Rec. 108, 645-662

Herrn Prof. Dr. G. Böhme danke ich für die Überlassung des Themas und die mir jederzeit gewährte Unterstützung bei der Anfertigung dieser Arbeit sehr herzlich.

Danken möchte ich auch Frau Arndt aus dem Fachgebiet Biometrie für die Beratung und Hilfe bei der Auswertung des statistischen Teils dieser Arbeit.

Weiterhin gilt mein Dank allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Instituts für ihre Hilfeleistung und ihr stets freundliches Entgegenkommen.

LEBENSLAUF

Name:	Cornelia Pier
geb.:	19. 7. 1953 in Krefeld
Eltern:	Luise Pier und Dr. Günther Pier
Ausbildung:	1960-1964 Volksschule in Krefeld 1964-1972 Gymnasium in Krefeld Abitur im Mai 1972 1972-1973 Ausbildung als Zytologie-Assistentin in Düsseldorf
Berufstätigkeit:	1973-1975 Zytologie-Assistintin in Köln 1976-1977 technische Angestellte im Institut für Fleischhygiene, FB Veterinärmedizin, FU Berlin
Studium:	1977-1983 Studium der Veterinärmedizin an der Freien Universität Berlin Staatsexamen im Juli 1983
Approbation:	25. 10. 1983

Papyrus-Druck GmbH Berlin ☏ 3416451
Dissertationen